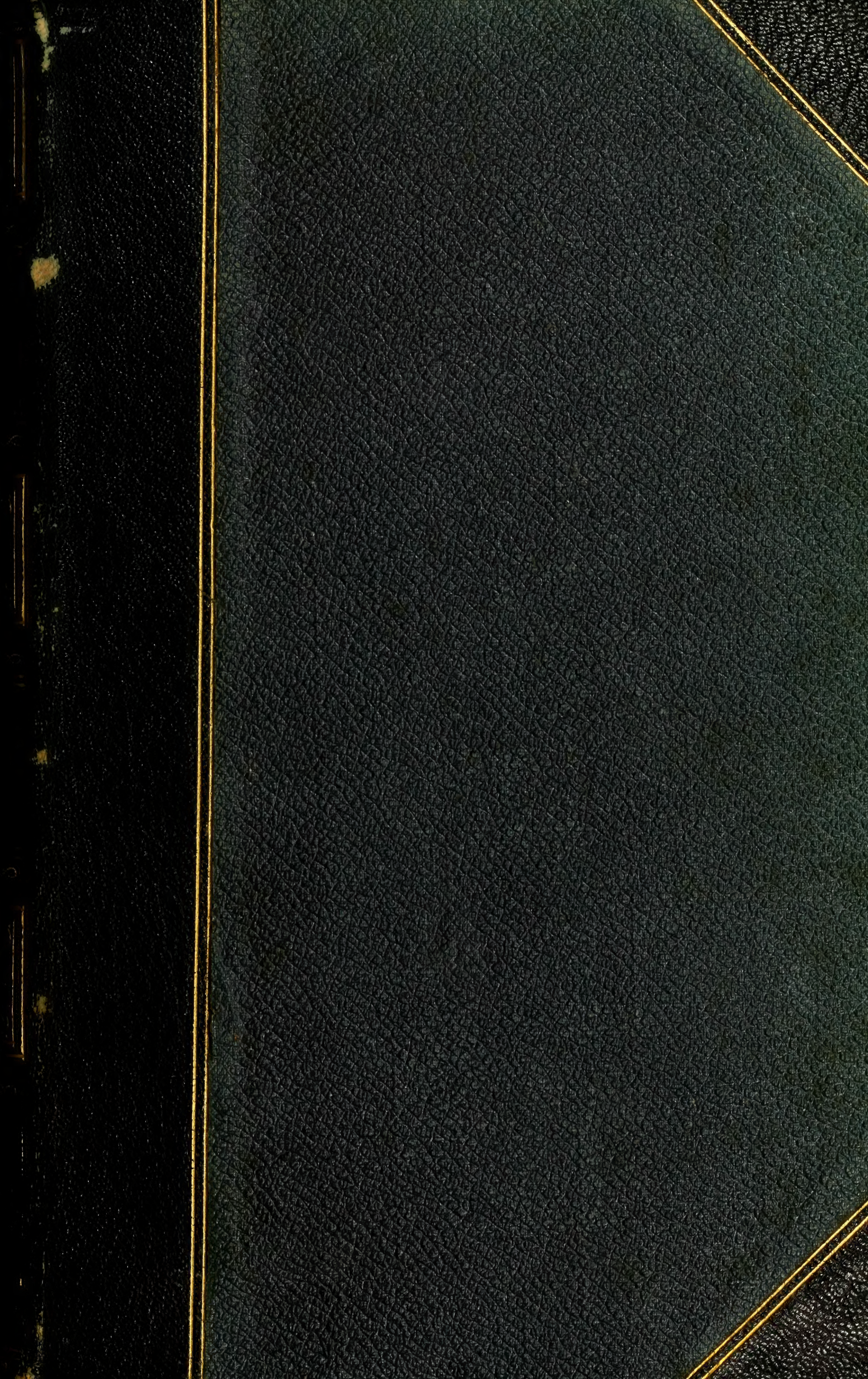
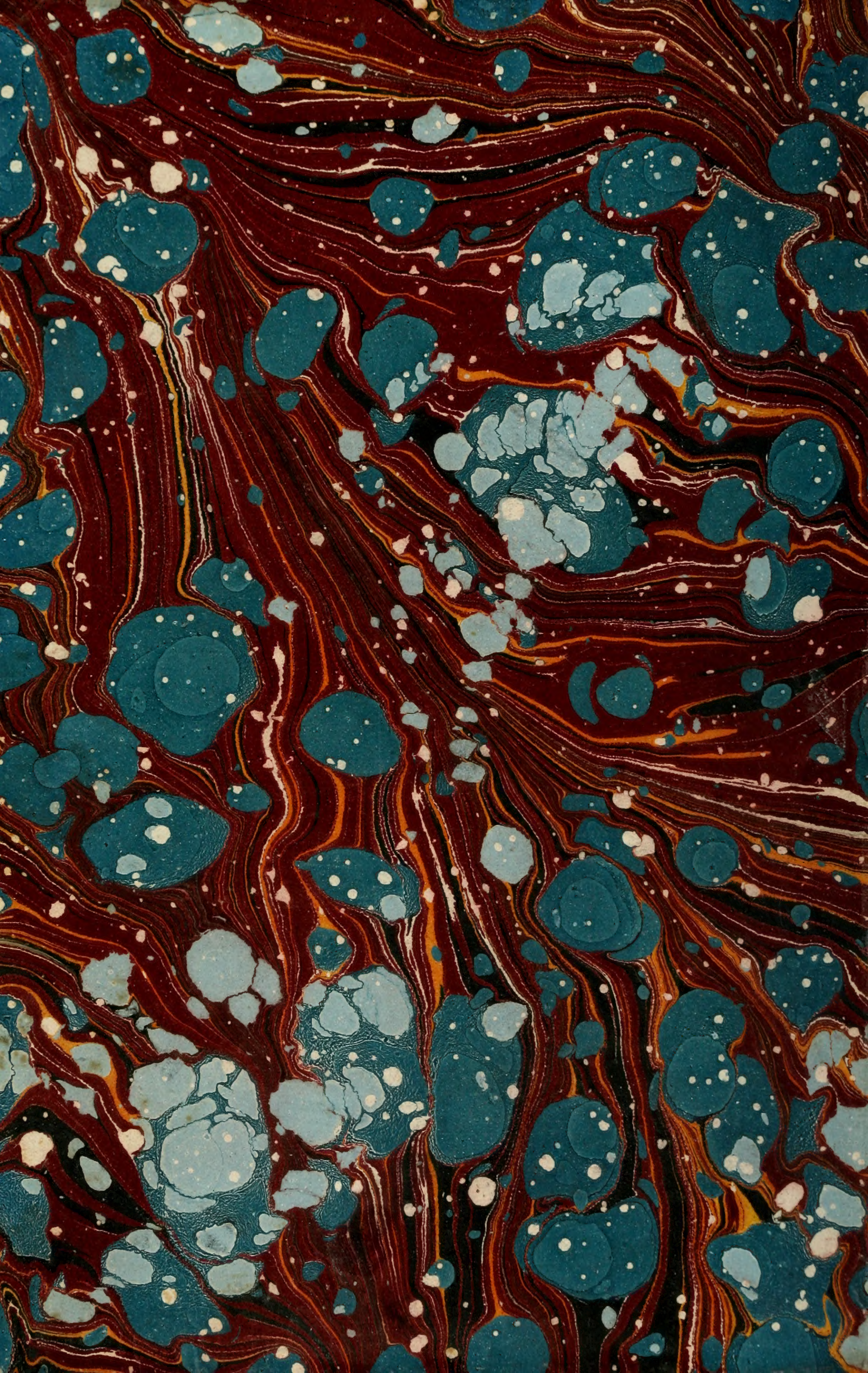
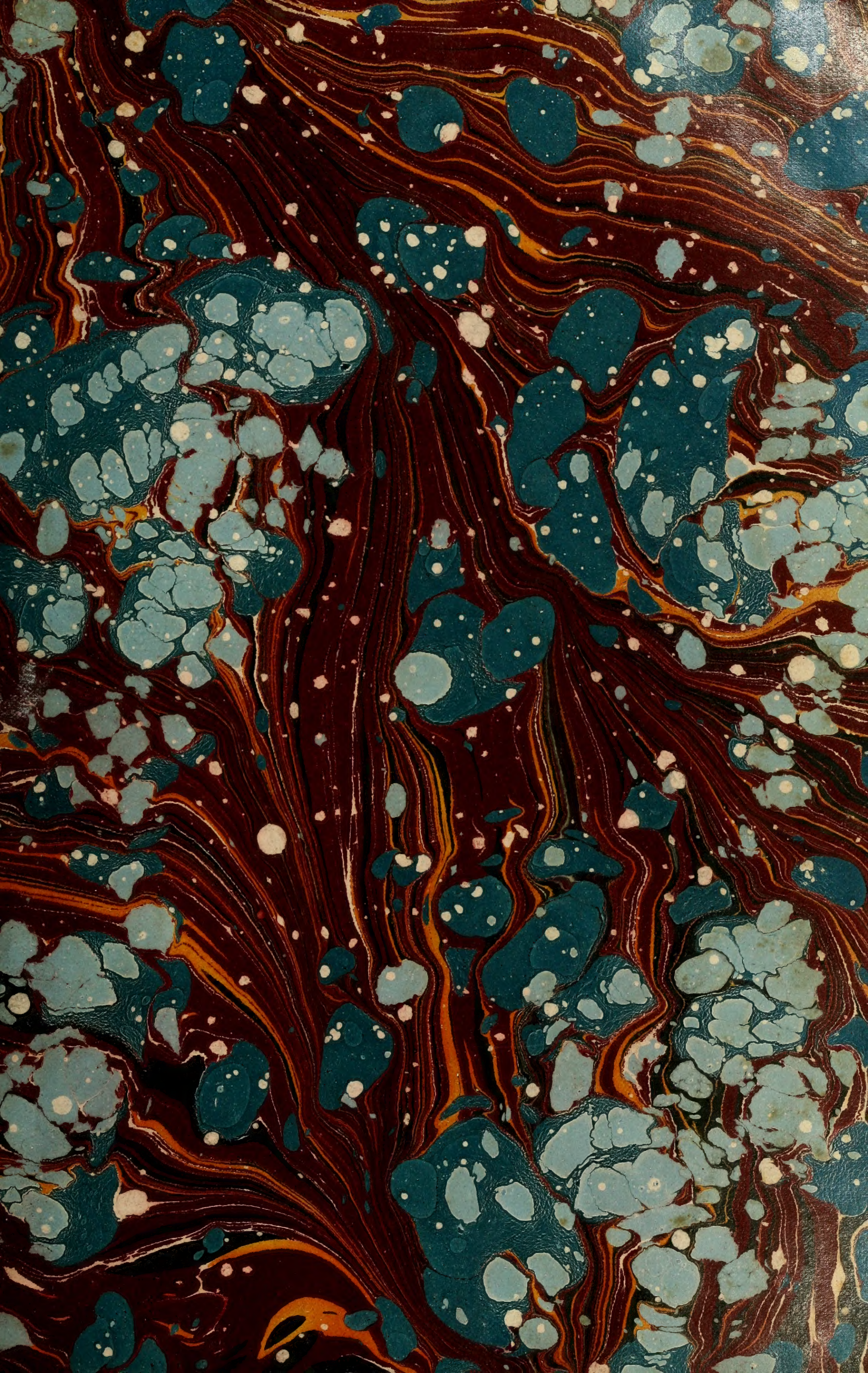
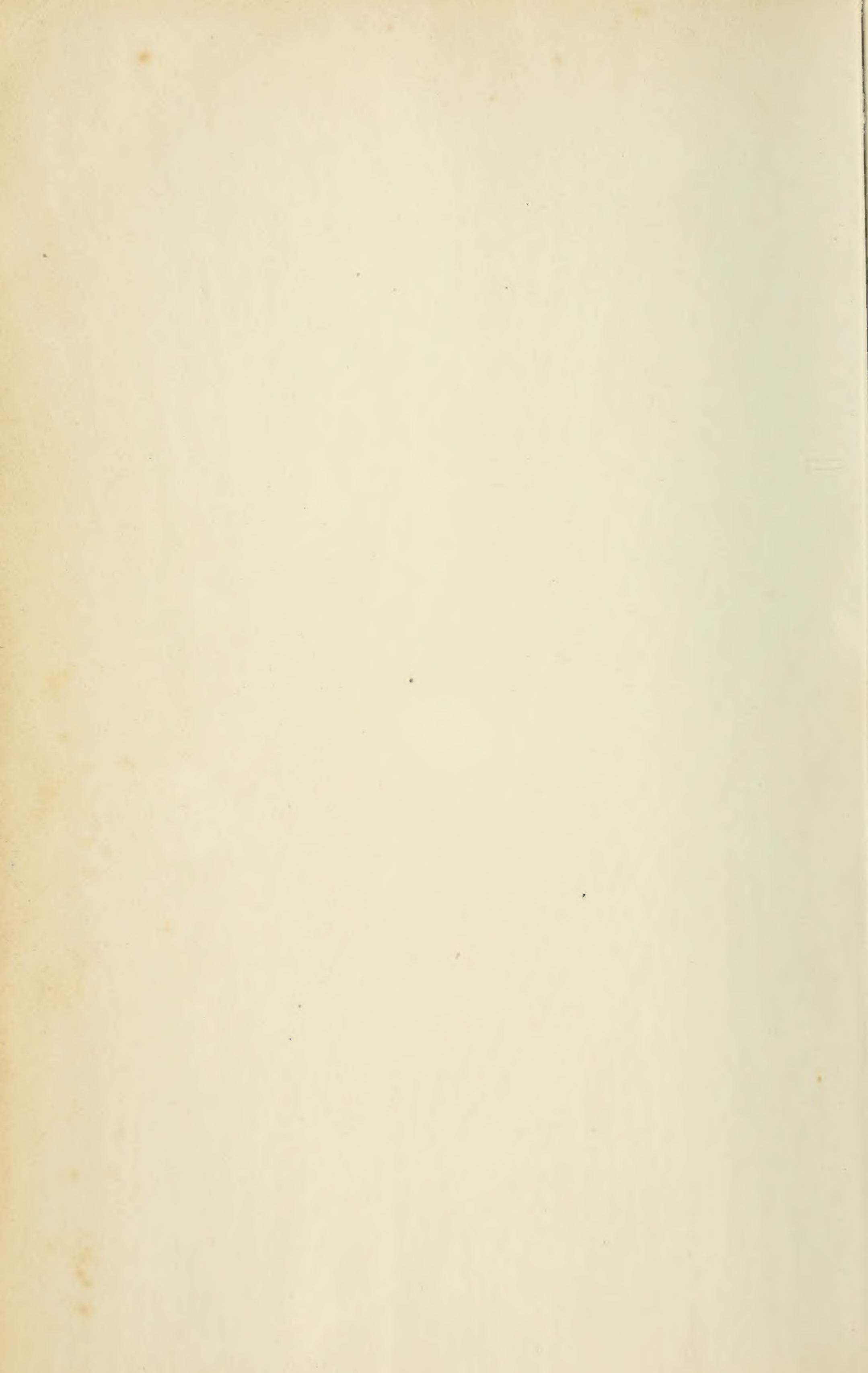












Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Eilfter Band.

Mit 44 Tafeln und 4 Holzschnitten.

Bonn, 1875.

Verlag von Max Cohen & Sohn.

(Fr. Cohen.)

Inhalt.

Ueber Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers.

Von

Dr. **Richard Greeff**,
Professor in Marburg.

Zweiter Artikel[1]).

Hierzu Tafel I und II.

Die nachstehend mitgetheilten Beobachtungen bilden eine directe Fortsetzung der vor einigen Jahren in einem »ersten Artikel«[2]) über Süsswasser-Radiolarien veröffentlichten. Sie sind auch zum grossen Theil zu derselben Zeit und an demselben Orte entstanden wie jene, nämlich in Bonn, dessen Umgebung ein ziemlich reiches und bezüglich der Fundorte mir vielseitig bekanntes Material für Untersuchungen in dieser Richtung bot.

Die verhältnissmässig wenigen stehenden Gewässer in der gebirgigen Umgebung von Marburg sind fast alle Seitenbecken der Lahn und stehen mit diesem Flusse entweder stets oder zeitweise bei Anschwellungen und Ueberschwemmungen in Verbindung. Dadurch sind dieselben der Veränderung vielfach unterworfen, bald hoch angefüllt und in den Strom hineingezogen, bald niedrig oder vollständig ausgetrocknet. Der das Gebirge beherrschende lockere

1) Die Hauptsresultate dieser Abhandlung sind bereits mitgetheilt in: Sitzungsberichte der Gesellsch. zur Beförderung der gesammten Naturwissensch. zu Marburg, November 1873 (Sitzung vom 19. November).

2) Dieses Archiv Bd. V, 1869, S. 464, Taf. XXVI u. XXVII.

bunte Sandstein wird zudem durch Regengüsse oft in grossen Massen ausgewaschen und aus den engen Seitenthälern der Lahn zugeführt, wodurch jedesmal das ganze Flussgebiet in kurzer Zeit in einen wahren »Red River« verwandelt wird, der das vielleicht eben erst an günstiger Stelle in Entwicklung begriffene organische Leben fortführt und dessen rother steriler Schlamm sich niedersenkend immer von Neuem den Boden der Gewässer bedeckt.

Diesen für das Aufkommen eines reicheren Thierlebens, namentlich für die längere locale Fixirung desselben mehrseitig störenden Einflüssen ist es wohl zuzuschreiben, dass auch für die in Rede stehenden kleinen Wesen sich im Allgemeinen hier nur ein unsicheres und wechselndes Beobachtungsmaterial findet. Manche Protozoen, die anderwärts zu den häufigsten gehören und in der wärmeren Jahreszeit stets, meist ununterbrochen das ganze Jahr hindurch, anzutreffen sind, finden sich hier nur äusserst selten oder gar nicht, wie dieses z. B. für einen Theil der Infusorien-Fauna [1]) gilt, die zu einer grösseren localen Entfaltung in besonderem Maasse ruhiger Gewässer, auf humusreichem, warmen Boden und in mehr oder weniger weiten Ebenen gelegen, zu bedürfen scheinen.

Damit soll indessen keineswegs gesagt sein, dass überhaupt das kleine Thierleben in Flüssen und Strömen weniger seine Lebensbedingungen finde als in stehenden Gewässern. Unter günstigen Umständen, nämlich nach längeren sonnigen und regenlosen Tagen und an geschützten Stellen des Ufers, tritt dasselbe gerade im fliessenden Wasser in reicher Fülle zu Tage, wie ich früher im Rheine und zeitweise auch hier in der Lahn zu beobachten Gelegenheit hatte. Zwischen ungeheuern Massen von Diatomeen, die den Boden mit einem braunen Ueberzug bedecken, sammelt sich dann namentlich eine mannigfaltige Rhizopoden-Fauna mit manchen höchst interessanten Formen, die in stehendem Wasser fast durchgehends vermisst werden. Immerhin aber heisst es bei diesen Beobachtungen die Gelegenheit ungesäumt zu ergreifen, denn ein heute noch so

---

1) Merkwürdigerweise scheint unter vielen Andern Stentor polymorphus, der sonst bekanntlich überall so häufig zu sein pflegt, dass er oft (wie z. B. im Poppelsdorfer Schlossweiher bei Bonn) den Boden und die Wasserpflanzen (namentlich Ceratophyllum) mit dickem grünem Schleim bedeckt, hier vollständig zu fehlen. Stentor coeruleus und Roeselii kommen indessen in wenigen stehenden Gewässern, aber auch spärlich vor.

reich entwickeltes Thierleben an den bezeichneten Stellen ist vielleicht morgen durch eingetretene Regengüsse mit trüber reissender Fluth bedeckt oder wird durch dieselbe fortgeschwemmt, um erst nach längerer Zeit und an einem andern Ort unter abermals anhaltenden günstigen Umständen wieder aufzutauchen.

Einen reichlichen Ersatz für die den vorliegenden Beobachtungen, wie aus Obigem hervorgeht, im Ganzen wenig günstige Marburger Umgebung fand ich auf einer Excursion nach den einige Stunden von Marburg gelegenen »Torfstichen von Schweinsberg«. Auf zwanzig Fuss mächtigen Torflagern dehnen sich hier weite Wiesengründe aus, von zahlreichen Gräben, Teichen und Tümpeln durchschnitten. Das Wasser in diesen Becken hat meist eine graugelbliche bis hellbräunliche Färbung, der Boden ist tief mit braunem flockigem Schlamm bedeckt. In diesen Gewässern traf ich fast alle die mannigfaltigen und interessanten, den Protozoen etc. angehörigen kleinen Wesen in reicher Menge wieder an, die ich hier bisher vergeblich gesucht oder selten gefunden hatte, so dass ich in den Stand gesetzt war, die früher in Bonn gemachten Beobachtungen zum Theil noch einmal controliren, zum Theil erweitern zu können.

An eine Schlussbemerkung jenes ersten Artikels über Süsswasser-Radiolarien anknüpfend, will ich nun zuerst einige weitere Betrachtungen und Beobachtungen über dort schon beschriebene Formen mittheilen. Dieselben werden zur weiteren Aufklärung des Baues und der Lebensgeschichte dieser interessanten Geschöpfe, deren genaue Erforschung mit nicht geringen Schwierigkeiten verknüpft ist, beitragen.

Acanthocystis (viridis) turfacea Carter.

Actinophrys viridis Ehrenberg.
Actinophrys brevicirrhis Perty, Clap.-Lachm.
Acanthocystis viridis Ehrenberg, Carter[1]).

Seit meinen ersten Mittheilungen sind sehr eingehende Beobachtungen von W. Archer[2]) nicht bloss über Acanthocystis, sondern

1) Siehe: R. Greeff, Erster Artikel über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers. Dieses Archiv V. Bd. S. 481.

2) On some freshwater Rhizopoda, new or little know. Fasciculus I (Extract. from »Quarterly Journal of micr. Science« 1869 u. 1870) u. Fasciculus II (read before the royal Irish Academy Dez. 12, 1870).

über die meisten der dort von mir behandelten Formen veröffentlicht worden, denen er noch die Beschreibung mancher neuer und interessanter Süsswasser-Rhizopoden hinzugefügt hat. Auf einige derselben werde ich im Laufe dieser Abhandlung noch Bezug nehmen. In seinen Angaben über unsere Acanthocystis turfacea schliesst sich Archer im Allgemeinen den von den andern Beobachtern bereits gemachten Mittheilungen an. Er glaubt aber, dass dem Carter'schen Namen Acanthocystis turfacea vor Acanthocystis viridis der Vorzug gebühre. Ich möchte gegen diese Forderung um so weniger Einwendung erheben, als ich schon früher ausgesprochen habe, dass durch Carter's wichtige Entdeckung, dass die kürzeren Strahlen starre an der Spitze gegabelte Nadeln sind und dass zwischen diesen erst die längeren beweglichen Pseudopodien hervortreten, der fragliche Rhizopode in jedem Falle erst in seiner wahren Natur erkannt worden ist. Die Aufstellung eines neuen Genus war dadurch nothwendig und so mag auch die Art-Benennung bleiben. Ausserdem ist die Bezeichnung »turfacea«, die mir früher wegen ihrer aussergewöhnlichen Bildung unverständlich geblieben war, in der That eine zutreffende, in sofern sie das besonders häufige Vorkommen dieses Geschöpfes in Gewässern auf Torfboden anzeigen will. Im Uebrigen zweifle ich nicht, dass Acanthocystis turfacea mit Actinophrys viridis und Actinophrys brevicirrhis identisch sei, wovon man sich durch Vergleich der betreffenden Abbildungen und Beschreibungen sowie bei Umschau nach den bekannten hierbei in Betracht kommenden Formen unschwer überzeugen wird [1]).

Auf eine kurze frühere Angabe Archer's mich beziehend, hatte ich geglaubt, der von ihm Rhaphidiophrys viridis genannte Rhizopode sei Acanthocystis turfacea aber nicht als solche erkannt worden. Aus der später veröffentlichten Abbildung und genauern Beschreibung [2]) ersehe ich indessen, dass Raphidiophrys viridis nicht nur ein von Acanthocystis turfacea durchaus verschiedenes Geschöpf ist, sondern auch ohne Zweifel eins der interessantesten Süsswasser-Radiolarien, das unsere Kenntniss dieser Organismen wesentlich erweitert. Wir haben in Raphidiophrys viridis ein unzweifelhaftes

---

1) Höchstens könnte noch die später zu beschreibende Heterophrys myriopoda Archer als die Ehrenberg'sche Actinophrys viridis gelten (vgl. unten S. 21 u. Taf. I Fig. 8).

2) On some freshwater Rhizopoda Fasc. I, p. 6, Pl. VIII, Fig. 2.

polyzoes Radiolar des süssen Wassers vor uns, das, wie mir scheint, fast ohne Bedenken der Gattung Sphaerozoum angeschlossen werden kann.

Im Jahre 1871 hat auch A. Schneider einige interessante Beobachtungen über Acanthocystis turfacea (viridis) veröffentlicht[1]. Er beschreibt die Entstehung der Acanthocystis turfacea aus einer grünen Actinophrys, welche sich in ihrem Bau an Actinophrys Eichhornii anschliesst und sich von dieser nur durch eine Menge grüner Bläschen unterscheidet, welche die centrale Masse einschliesst. Diese grünen Bläschen lassen deutlich einen Kern und Kernkörper erkennen. Sobald die Actinophrys zur Acanthocystis geworden ist, verschwindet indessen der Kern. »Die grünen Zellen der ausgebildeten Acanthocystis zeigten«, sagt Schneider, »wie ich ausdrücklich bemerken will, keinen Kern mehr«. Diese Wahrnehmung veranlasst Schneider zu der Erklärung: »Es sind diese grünen Zellen vollständig analog den bekannten gelben Zellen der Radiolarien, wie ja auch im Pflanzenreiche grüne und gelbe Farbstoffe sich vertreten«.

Zunächst scheint Schneider übersehen zu haben, dass die Ansicht einer Homologie der grünen Körper von Acanthocystis mit den gelben Zellen der Meeres-Radiolarien keineswegs neu ist, vielmehr von verschiedener Seite mehr oder minder ausführlich behandelt worden ist, ebenso dass Einige, wie es scheint, nicht bezweifelt haben, dass diese grünen Körper (die von den Meisten als Chlorophyllzellen oder Chlorophyllkörner angesehen werden) aus Zellen hervorgegangen sind oder Zellen repräsentiren. Ich meinerseits habe mehrere Male auf die Zusammengehörigkeit beider Gebilde hingewiesen, in früherer Zeit dieselbe sogar auf das Bestimmteste ausgesprochen, indem ich die fraglichen Körper der Acanthocysten geradezu als »gelbe Zellen« bezeichnete[2], da ich sowohl gelbgefärbte, als auch deutliche Zellformen fand, ja sogar ihre Weiterentwicklung zu eigenthümlichen rhizopodenartigen Wesen und schliesslich zu Actinophryen glaubte annehmen zu dürfen. Später habe ich mich indessen mit grosser Vorsicht über diese Frage ausgesprochen, namentlich in Berücksichtigung der gänzlichen Unkenntniss der Bedeutung der

---

1) Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXI. Bd. S. 505.

2) Verhandlungen des naturhistor. Vereins d. preuss. Rheinlande und Westphalens; Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn 1869. Allg. Sitz. vom 7. Juni 1869.

gelben Zellen der marinen Radiolarien als auch der grünen Körper der Acanthocysten und ferner der gleichzeitigen ausserordentlichen Verbreitung grüner Farbstoffkörper von durchaus ähnlicher Beschaffenheit unter den verschiedensten Süsswasser-Organismen.

Ich kann desshalb auch heute meine damalige Aeusserung nur wiederholen, dass nämlich »der Versuch, die grünen Körner von Acanthocystis mit den gelben Zellen der Meeres-Radiolarien in Verbindung zu bringen, sehr nahe liegt, so lange aber keinen Erfolg haben wird, als man nicht über die Genese und Function beider Gebilde mehr unterrichtet sein wird«[1]. An dieser Ansicht vermag die Angabe von Schneider, dass die grünen Farbstoffkörper der Acanthocystis in der Jugend einen Kern zeigen, der aber später wieder verschwindet, selbstredend nichts zu ändern. Schneider entzieht übrigens schliesslich selbst seiner eigenen Ansicht durch eine weitere Angabe jedwede Stütze. Er sagt, dass die grünen Zellen der Acanthocystis zusammenrückend sich mit einer festen Haut umgeben hätten, »die zur deutlichen Centralkapsel wurde«. Der ganze Körperumfang der Acanthocystis wird von ihm als Centralkapsel in Anspruch genommen, wodurch die sämmtlichen grünen Zellen natürlich von der Kapselwand umschlossen werden, also eine intrakapsuläre Lage erhalten, während doch die »gelben Zellen« stets ausserhalb der Centralkapsel liegen. Um diesen Widerspruch zu lösen müssten entweder die grünen Körper von Acanthocystis als gelbe Zellen, oder die äussere Haut als Centralkapsel aufgegeben werden. Wir werden unten sehen, dass in der That, wie ich übrigens auch schon in meiner früheren Abhandlung dargethan habe, der äussere Körperumfang keineswegs als Centralkapsel gelten kann und dass das eigentliche ihr entsprechende Gebilde sowie die darüber früher von mir mitgetheilten Beobachtungen Schneider entgangen sind.

Was nun die von Schneider angegebene Entwicklungsweise der Acanthocystis turfacea betrifft, so bezeichnet er drei Stadien.

---

1) Nach den interessanten Untersuchungen Cienkowski's (dieses Archiv VII. Bd. 1871: Ueber Schwärmerbildung bei Radiolarien, S. 378), ist sogar bezüglich der gelben Zellen der Radiolarien die Frage in den Vordergrund getreten, ob dieselben in der That als integrirende Theile des Organismus der Radiolarien anzusehen sind, oder nicht vielmehr parasitische Gebilde sind.

Das erste stellt eine grüne Actinophrys Eichhornii dar. Im zweiten Stadium verliert die alveoläre Schicht ihre Structur und wird feinkörnig. Das dritte Stadium ist die Acanthocystis turfacea selbst, indem der ganze Körperumfang zur Centralkapsel wird und auf der letzteren Kieselstacheln auftreten.

Ich habe in meiner ersten Abhandlung zwei Formen beschrieben, die den Schneider'schen durchaus zur Seite gestellt werden können und bei denen ich ausdrücklich auf den genetischen Zusammenhang mit Acanthocystis turfacea hingedeutet habe. Die eine davon ist auf Tafel XXVII in Figur 35 dargestellt und S. 491 beschrieben und stimmt vollständig mit dem zweiten Stadium Schneider's überein. »Ich bin nicht sicher«, heisst es in meiner Abhandlung, »ob ich dieses Thierchen als einen Jugendzustand von Acanthocystis viridis betrachten soll« etc., und weiterhin: »Man könnte versucht sein den ganzen Thierkörper als Centralkapsel und den äusseren Sarkodegürtel als extrakapsuläre Sarkode aufzufassen«. Hierin sind die wesentlichen Charaktere des zweiten von Schneider angegebenen Stadiums mit unzweideutigen Worten ausgesprochen. Die zweite von mir beschriebene Form (S. 492 Taf. XXVII Fig. 18) fällt wiederum mehr oder minder mit dem Endstadium Schneider's zusammen. Auch hier habe ich darauf hingewiesen, »dass man die ganze Kugel als Centralkapsel und die strömende Aussensarkode als extrakapsuläre Sarkode ansehen könnte«.

Allein ich habe mich bisher von der Zusammengehörigkeit jener Organismen mit Acanthocystis turfacea nicht überzeugen können. Nach meinen Beobachtungen zeigt vielmehr die Letztere bereits in sehr kleinen Anfängen die Charaktere der fertigen Form und trägt namentlich schon stets Kieselnadeln. Ich habe sie von einem Durchmesser von 0,02 bis 0,01 Mm. Schritt vor Schritt verfolgt und stets nur Formen mit Kieselnadeln gefunden. In diesen Jugendzuständen fehlten die grünen Körner entweder vollständig oder es waren nur sehr wenige, die in einem lebhaften Vermehrungsprocess durch Theilung begriffen waren. Sie unterschieden sich aber in Nichts von denen der ausgewachsenen Acanthocystis: ziemlich dickhäutige Kapseln, deren grünes Pigment in der Kapselwand zu liegen scheint, mit einem helleren Inhalt und einem oder einigen dunkelglänzenden Körnern in denselben, wie ich es in meiner Abhandlung beschrieben und abgebildet habe.

Ich glaube desshalb vor der Hand annehmen zu müssen, dass

die von mir früher beschriebenen Formen, bei denen ich einen genetischen Zusammenhang mit Acanthocystis vermuthete, besondere Organismen sind, die ausserhalb des Entwicklungskreises der Acanthocystis liegen [1]).

Ich habe schon oben erwähnt, dass die äussere Oberfläche der Acanthocystis, auf welcher die Kieselnadeln stehen, keineswegs als Centralkapsel gelten kann, wenn dieselbe auch unter Umständen zu einer festen Haut erhärtet. Im Centrum des Körpers dieses Rhizopoden liegt vielmehr ein Gebilde, das weit eher als Homologon der Centralkapsel in Anspruch genommen werden könnte. Ich habe dasselbe bereits früher beschrieben [2]) und später noch wiederholt zu beobachten Gelegenheit gehabt. Es gelingt zuweilen dieses Gebilde aus dem Innern unverletzt hervorzudrücken und so von den übrigen Inhaltstheilen zu isoliren. Wir sehen dann einen verhältnissmässig grossen rundlichen, oft unregelmässig umgrenzten Körper (Taf. I Fig. 4), dessen äusserer Umfang von einer deutlichen Membran (a) umschlossen wird, die nach Zusatz von Alkokol noch schärfer hervortritt. Diese Kapsel umschliesst im frischen Zustande einen glashellen und gleichartigen Inhalt von anscheinend zäher Consistenz (b), in dessen Mitte ein dunklerer aber ebenfalls homogener, meist unregelmässig umgrenzter Körper (c) liegt. Aus dem Centrum dieses Letzteren endlich leuchtet eine kleine, helle bläschenartige Höhlung hervor, die, wie es scheint, fast genau den Mittelpunkt der ganzen Acanthocystis einnimmt und die die Ursprungsstelle der von Grenacher zuerst beschriebenen sternförmigen Ausstrahlung feiner Fäden ist (Taf. I Fig. 1 c). Wie ich bereits in meiner ersten Abhandlung berichtet [3]), habe ich diese Strahlen von ihrer Ausgangsstelle bis an die Peripherie des Körpers und dann bis zu ihrem Eintritt in die äussern Pseudopodien, deren Axenfäden sie bilden, verfolgen können. Ich habe aber ebenfalls früher schon darauf aufmerksam gemacht, dass die Untersuchung hier mit grossen Schwierigkeiten verknüpft ist. Da das Centrum des Körpers, in welchem die in Rede stehende Ausstrahlung liegt, im gewöhnlichen Zustande von den mehr oder minder im Innern angehäuften grünen Körnern und den sonstigen Inhaltstheilen umhüllt wird, so tritt die stern-

---

1) Erster Artikel S. 488.

2) Ibid. S. 486, Taf. XXVI Fig. 12.

3) S. 487.

förmige Zeichnung erst deutlich zu Tage, wenn die ganze Acanthocystis unter einem Deckgläschen allmählich hinreichend comprimirt und abgeplattet ist und dann ferner erst bei einer guten 400—500-fachen Vergrösserung, meistens erst vermittelst eines Immersionssystemes. Leicht und sicher lässt sich nun feststellen, dass die Strahlen alle von dem erwähnten feinen hellen Centrum austreten und bis an den äussern Umfang des oben als Centralkapsel angesehenen Körpers laufen, denn der Inhalt dieser Kapsel ist durchaus homogen und hell, so dass nichts die Untersuchung stört (Taf. I Fig. 1 c). Ueber diese Centralkapsel hinaus in die die Letztere umgebende Inhaltsmasse ist die Verfolgung der Strahlen äusserst schwierig. Einerseits hindern die zahlreichen Farbstoffkörper und die blassen homogenen Körper sowie die Alveolen und körnigen Bestandtheile der Sarkode (Fig. 1) den Einblick, und andrerseits durchkreuzen die durch die Compression an und in den Körper eingedrückten feinen äusseren Kieselnadeln in mannigfacher, namentlich aber in radiärer Richtung die Oberfläche und können leicht zu Täuschungen Anlass geben. Ich glaube mich indessen bei sorgfältiger Prüfung davon überzeugt zu haben, dass die Strahlen in der That, den ganzen Innenraum durchsetzend, als Axenfäden in die äusseren Pseudopodien treten (Fig. 1 b etc.). Zuweilen schien es mir, als ob sie auch mit den äusseren Kieselnadeln in Verbindung ständen, so dass ich eine Zeitlang den Gedanken verfolgt habe, sie seien an der Bildung der Kieselnadeln betheiligt. Jedenfalls ist die ganze sternförmige Ausstrahlung vom Centrum bis zur Peripherie organischer Natur und die wirklichen Kieselnadeln beginnen erst auf der Oberfläche des Körpers.

Von diesen äusseren Kieselgebilden sind bis jetzt zwei verschiedene Formen beschrieben worden, nämlich längere und kürzere radiale Stacheln[1]). Die längeren und kräftigern lassen einen Längskanal erkennen und sind an der Spitze kurz gegabelt (Fig. 1 a). Die kürzeren sind sehr fein und an der Spitze weit gegabelt (Fig. 1 c). Zu diesen tritt noch eine dritte bisher übersehene Form von Kieselgebilden, nämlich tangential zur Oberfläche liegende und gegen sie leicht gekrümmte kurze und an den beiden Enden etwas zugespitzte Nadeln oder Stäbchen, so dass sie nach Form und Lage den Fussplättchen der grossen Stacheln ähnlich sind. Sie sind namentlich

1) Erster Artikel S. 482 Taf. XXVI Fig. 8, Fig. 13 u. Taf. XXVII Fig. 19.

an grösseren Individuen deutlich zu sehen, wenn man das ganze Object einer Compression aussetzt und schliesslich vorsichtig zerdrückt, wodurch die fraglichen Gebilde neben den Stacheln isolirt hervortreten.

Durch diese tangentialen Stücke in Verbindung mit den ebenfalls dicht zusammenstehenden Fussplättchen der radiären Stacheln bildet die Oberfläche der Acanthocystis häufig ein mehr oder minder zusammenhängendes Gerüst, so dass das innere Protoplasma bei seinen Bewegungen sich stellenweise von der Peripherie zurückziehen kann, indem es hier und dort durch Fäden oder breitere Fortsätze damit zusammenhängt, ähnlich wie die Arcella und Difflugia in ihren Gehäusen. Doch habe ich diese Beobachtung bis jetzt bloss bei grösseren Individuen gemacht, bei denen ich keine äusseren Pseudopodien mehr wahrnahm, die also wahrscheinlich schon im Uebergang zur Encystirung begriffen waren.

Ich habe in meiner ersten Abhandlung über die Süsswasser-Radiolarien eine Encystirung der Acanthocystis beschrieben und dabei bemerkt, dass ich längere Zeit geglaubt hätte, die Cyste sei durch ein festes zusammenhängendes Gittergehäuse gebildet. Spätere Beobachtungen veranlassten mich indessen, von der Annahme eines festen Gitters zurückzugehen, indem es mir schien, als ob dasselbe nur scheinbar dadurch hervorgebracht werde, dass die »blassen Körner« der Acanthocystis in regelmässiger Anordnung sich an der innern Fläche der Cyste fest aneinander gelegt haben. Die encystirten Acanthocysten habe ich später wiederholt aufgefunden und bei einer nochmaligen Prüfung die Ueberzeugung gewonnen, dass meine ersten Beobachtungen und die darüber früher gemachten Angaben vollständig begründet waren, dass in der That die unter der Oberfläche des Körpers d. h. unter den Kieselnadeln sich bildende innere Cyste nicht bloss eine zusammenhängende Gitterkugel ist, sondern dass dieselbe auch, wie eine Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure lehrt, aus Kieselsäure besteht. Dieses Kieselgehäuse ist indessen, wie es scheint, nicht gleich bei Anfang der Encystirung vorhanden, sondern wird erst später ausgeschieden, worauf besonders aufmerksam zu machen ist, da dieser Umstand leicht, wie dieses auch bei meinen früheren Beobachtungen der Fall war, zu verschiedenem Urtheil Anlass geben kann.

Nach diesen Erörterungen will ich noch einmal kurz diejenigen Beobachtungen, die ich, mit Einschluss der früheren, bisher über Acanthocystis turfacea gewonnen habe, zusammenfassen.

Acanthocystis turfacea Carter ist von mehr oder minder kugeliger Gestalt mit einem Körperdurchmesser von 0,1—0,15 Mm. Der Innenraum ist in der Regel dicht mit grünen Farbstoffkörpern erfüllt, die namentlich die äusseren Schichten einnehmen, so dass ohne Compression von den übrigen Inhaltstheilen meist nichts zu sehen ist.

Auf der Oberfläche des Körpers stehen in radiärer Richtung nach aussen und dicht zusammengedrängt Kieselstacheln, grössere und kleinere. Die grösseren sind ungefähr so lang wie der Durchmesser des Körpers und äusserst zahlreich. Sie lassen einen deutlichen inneren Längskanal erkennen, sitzen an ihrer Basis vermittelst eines leicht gebogenen rundlichen Fussplättchens auf der Peripherie des Körpers und sind an der Spitze sehr kurz gegabelt. Die kleineren Stacheln sind nur ungefähr ein Dritttheil des Körperdurchmessers lang, weniger zahlreich als die Ersteren, sehr dünn aber mit einer weiten äusseren Endgabel versehen. Ausser diesen radiären Kieselstacheln finden sich noch in tangentialer Richtung zum Umfang der Acanthocystis spindelförmige leicht gekrümmte Stäbchen, die mit den Fussplättchen der Stacheln ein mehr oder minder zusammenhängendes Gerüst bilden.

Zwischen den Kieselstacheln und in der Regel weit über sie hinaus nach aussen gestreckt treten fadenförmige Pseudopodien der inneren Sarkode hervor, in wechselnder Anzahl, im Verhältniss zu der Zahl der Stacheln in der Regel nur wenige. Bei genauerer Prüfung erkennt man in ihnen einen hyalinen Axenfaden, der namentlich an der Basis deutlich ist, und eine körnchenführende bewegliche Rindensubstanz, die oft tropfen- oder perlartig an dem Faden sich zusammenschiebt.

Ausser durch das erwähnte Kieselgerüst ist der äussere Umfang der Acanthocystis im gewöhnlichen Zustande von keiner Membran oder Kapsel umschlossen. Gegen die Anwesenheit einer solchen spricht unter Anderem das zeitweise Hervortreten grösserer Sarkodemassen über die Oberfläche hinaus und vor Allem die Aufnahme von Nahrung (Infusorien etc.), die nach Art der Actinophryen und anderer Rhizopoden, wie ich mehrere Male zu beobachten Gelegenheit hatte, von den äusseren Strahlen umfasst und in den Körper an einer beliebigen Stelle eingedrückt werden.

Inmitten der Acanthocystis liegt ein mehr oder minder kugeliger Körper von ungefähr 0,02 Mm. Durchmesser (Centralkapsel) mit

einer äusseren Kapsel und einem hyalinen und homogenen Inhalt, in welchem noch ein dunkleres Gebilde liegt, aus dessen Mitte endlich ein punktförmiges helles Bläschen hervorleuchtet (Taf. I Fig. 1). Von diesem feinen Bläschen, das das Centrum des ganzen Körpers der Acanthocystis einzunehmen scheint, treten feine Strahlen nach allen Richtungen aus, die dem ganzen Mittelraum ein sternförmiges Aussehen geben. Die Strahlen durchsetzen die ganze Kapsel und lassen sich bis zu deren äusserem Umfang leicht verfolgen. Sie scheinen aber von hier aus weiter durch den Körper der Acanthocystis bis zur äusseren Peripherie vorzudringen, um dann als Axenfäden in die äusseren Pseudopodien einzutreten.

Der Raum zwischen der im Innern gelegenen Centralkapsel und der äusseren Peripherie ist ausgefüllt von körnigem Protoplasma mit reichlicher Blasen- oder Vacuolenbildung (extrakapsuläre Sarkode). Die Vacuolen enthalten eine leichtflüssige, wasserklare Substanz, wodurch, da sehr viele kleine Bläschen vorhanden sind, vielleicht die zuweilen sichtbare äusserst lebhafte Bewegung der Sarkodekörnchen erklärlich ist. In der extrakapsulären Sarkode liegen die grünen Farbstoffkörper meistens so zahlreich und dicht zusammengedrängt, dass die ganze Acanthocystis dadurch eine grüne Färbung erhält, zuweilen aber auch in geringer Anzahl oder vollständig fehlend. Es sind kugelige oder ovale Körperchen mit derber Membran, welche der Sitz des grünen Pigmentes zu sein scheint. Der Inhalt ist hell und homogen mit einem oder einigen dunkelglänzenden Körnern. Sehr häufig sieht man diese grünen Pigmentkörner in einem lebhaften Vermehrungsprocess begriffen, meist durch Zweitheilung, zuweilen aber auch durch Dreitheilung. Ueber die Natur und Beziehung der Pigmentkörper zur Acanthocystis turfacea ist bis jetzt nichts Sicheres bekannt. Die von verschiedener Seite ausgesprochene Ansicht, dieselben seien homolog den »gelben Zellen« der marinen Radiolarien kann bei der gänzlichen Unkenntniss der Bedeutung beider Gebilde bisher bloss als eine Vermuthung gelten. Es besteht zwischen den gelben Zellen der marinen Radiolarien und den Pigmentkörpern der Acanthocystis turfacea nicht einmal, abgesehen von der Farbe, eine rein morphologische Uebereinstimmung, da die gelben Zellen auf allen Stadien den deutlichen Zellcharakter bewahren, während die Pigmentkörper des Acanthocystis denselben, wenigstens in ausgewachsenem Zustande, nicht mehr zeigen. Ausserdem können die Letzteren bei derselben Art in sehr ver-

schiedener Anzahl, selbst in verschwindend kleiner vorkommen oder ganz fehlen.

Neben den grünen Körpern sind durchaus blasse, etwas glänzende und durchaus homogene Gebilde im Innern vorhanden, von ähnlicher Form wie jene, häufig aber oval oder unregelmässig gestaltet und meistens grösser (Taf. I Fig. 1)[1]). Ihrer Zahl nach sind sie ebenfalls wechselnd, in der Regel weniger als grüne Körper, zuweilen aber auch ebenso viel oder mehr als diese. Besonders bei der gleich zu erwähnenden Encystirung scheinen sie stets in grösserer Anzahl sich zu entwickeln.

Acanthocystis turfacea vermehrt sich durch Theilung. Ausserdem findet zu gewissen Zeiten ein Encystirungsprocess Statt, der wahrscheinlich mit der Fortpflanzung in Verbindung steht. Die Fussplättchen der radialen Stacheln und die tangentialen spindelförmigen Stäbchen ziehen sich fester zusammen, indem zu gleicher Zeit, wie es scheint, von innen ein kieselhaltiger Kitt ausgeschieden wird, so dass die Oberfläche nun noch mehr ein zusammenhängendes zartes Kieselgerüst bildet. Unter dem Letzteren zieht sich der Körper der Acanthocystis nach innen kugelig zusammen und umgiebt sich mit einer doppelten Cyste, nämlich einer hyalinen Schicht von organischer Substanz und einer darauf nach innen folgenden kieseligen Gitterkugel[2]). Innerhalb dieser Kapseln erfolgt eine starke Vermehrung der oben erwähnten blassen glänzenden und homogenen Körper, die besonders nach aussen zu angehäuft sind. Diese farblosen homogenen Körper scheinen die Keimkörner (Sporen) der Acanthocystis zu sein, die wahrscheinlich erst im Frühjahr nach Oeffnung der Cyste frei werden und vielleicht nach kurzen Entwicklungsstadien direct zu jungen Acanthocysten werden[3]). Ob sie mit den grünen Körnern in genetischer Verbindung stehen resp. aus ihnen sich entwickeln, ist bisher nicht beobachtet. Neben der Acanthocystis turfacea und mit ihr in Vorkommen, Form, Grösse, Stachelbekleidung und fast allen sonstigen Eigenthümlichkeiten des Baues und der Lebenserscheinungen, mit Ausnahme des Besitzes

1) Erster Artikel S. 485, Taf. XXVI Fig. 11, Taf. XXVII Fig. 19.

2) Ibid. Taf. XXVII Fig. 15 u. 16.

3) Die homogenen glänzenden Körper der Acanthocysten scheinen somit denjenigen zu entsprechen, die ich von Pelomyxa palustris als »Glanzkörper« beschrieben habe, s. dieses Archiv Bd. X, S. 65.

der grünen Körner, übereinstimmend, findet sich häufig eine Form, die ich früher als Acanthocystis pallida bezeichnet habe[1]) in der Vermuthung, sie repräsentire vielleicht eine besondere Varietät. Allein ich glaube, dass sie mit Acanthocystis identisch ist, da man auch Uebergänge findet von solchen, die der grünen Körper vollständig entbehren zu den reichlich damit erfüllten, indem sie in einigen nur in verschwindend geringer Anzahl, in andern mehr vorhanden sind.

Ausser Acanthocystis turfacea sind bisher noch folgende Arten derselben Gattung beobachtet worden, nämlich:

Acanthocystis spinifera Greeff[2]).

Die radiären Kieselstacheln bestehen aus sehr einfach zugespitzten (nicht an der Spitze gegabelten) Nadeln, die aber ebenfalls mit feinen Fussplättchen auf dem Umfang des Körpers sitzen. Die kleineren weitgegabelten Kieselnadeln fehlen. Zwischen den Nadeln sieht man die ebenfalls sehr feinen, viel längeren Pseudopodien nach aussen treten. Der Innenraum enthält ein verhältnissmässig grosses meist central gelegenes kugeliges Gebilde (Centralkapsel), das aus dem Innern des lebenden Thieres wie eine helle, homogene, kugelige Blase hervorscheint, nach Isolirung und auf Zusatz verdünnter Essigsäure oder Alkohol eine Anzahl von rundlichen kernartigen Körpern hervortreten lässt. Statt der grünen Körner der Acanthocystis turfacea enthält die A. spinifera intensiv gelb gefärbte, die noch weit mehr als jene auf eine Verwandtschaft mit den gelben Zellen der marinen Radiolarien hinweisen, so dass ich früher, namentlich da ich auch deutliche Zellformen in ihnen glaubte zu erkennen, die directe Zusammengehörigkeit der beiden Gebilde aussprach. Bei näherer Prüfung treten indessen gegen diese Auffassung dieselben Bedenken ein, die ich früher bezüglich der grünen Körner hervorgehoben habe.

Ich habe in meiner früheren Abhandlung, mit A. spinifera zusammen, eigenthümliche, sehr kleine rhizopodenartige Wesen mit einer gelben öltropfenartigen Kapsel im Innern und zweien an entgegengesetzten Stellen des Körperumfangs austretenden Pseudopo-

1) Erster Artikel S. 489, Taf. XXVII Fig. 19.

2) Ibid. S. 493, Taf. XXVII Fig. 20 bis 23.

dienbüscheln beschrieben [1]) und die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhangs derselben mit den gelben Körnern der A. spinifera ausgesprochen. Ich vermag indessen diesen Zusammenhang durch weitere Beobachtungen nicht zu begründen, da ich die A. spinifera hier in Marburg bisher nicht wieder gefunden habe, während ich die erwähnten merkwürdigen Organismen sowohl hier in Marburg als überall, wo ich mich um Beobachtungen nach dieser Richtung hin bemüht habe, zeitweise sehr häufig angetroffen habe. Es sind unzweifelhaft dieselben, die bereits früher, wie ich aus einer Notiz von Archer sehe, von J. Barker als Diplophrys Archeri kurz beschrieben [2]) und später auch von Archer selbst beobachtet worden sind [3]). Archer beschreibt ausserdem unter dem Namen Cystophrys oculea einen Rhizopoden [4]), der, wie ein vergleichender Blick auf unsere beiderseitigen Abbildungen zeigt, zweifellos identisch ist mit der von mir in meiner ersten Abhandlung Fig. 29 abgebildeten aber nicht besonders benannten Form ist. Ich habe damals die Zusammengehörigkeit der von mir in Fig. 25 bis 29 behandelten Formen hervorgehoben, indem ich annahm, die in Fig. 29 von mir dargestellte (Cystophrys oculea Archer's) sei nur eine gruppenweise Vereinigung der in Fig. 26 bis 28 abgebildeten Einzelwesen (Diplophrys Barker's). Archer glaubt indessen seine Cystophrys oculea stehe in keiner Verbindung mit Diplophrys Archeri, sondern repräsentire eine eigene Rhizopodenform. Ich kann dieser Ansicht nicht beistimmen, muss vielmehr an der früher ausgesprochenen festhalten, dass nämlich beide zusammengehören resp. in der oben angeführten Beziehung identisch sind. Ich habe, wie ich bereits früher berichtet, neben den isolirten Formen auch zwei, drei, vier mit einander verbunden und schliesslich ganze Haufen bis zu fünfzig und darüber gefunden. Dieselbe Beobachtung habe ich später wiederholen können und mich aufs Neue überzeugt, dass die Cystophrys oculea Archer's bloss eine wahrscheinlich durch Theilung entstandene Colonie der Diplophrys Archeri ist. Auch bezüglich der eigenthümlichen Ausstrahlung der Pseudopodien stimmen die beiden Formen vollständig mit einander überein, denn jeder

---

1) S. 495, Taf. XXVII Fig. 24 bis 28.

2) Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XVI, pag. 123.

3) Fasc. I, pag. 43 u. Fasc. II, pag. 31.

4) Fasc. I, pag. 53, Pl. XI, Fig. 3.

Einzelkörper streckt seine eigenen Pseudopodien aus und zwar, wie oben bemerkt, büschelweise von zwei verschiedenen meist einander entgegengesetzten Punkten. Hierdurch entsteht auch die von ähnlichen Rhizopoden abweichende Ausstrahlung der Pseudopodien, die keine allseitig radiäre Richtung einhalten, sondern sich vielfach kreuzen und unregelmässig durcheinander laufen. Bei den zu grösseren Gruppen vereinigten Individuen verschmilzt natürlich die ursprünglich aus jedem Individuum bipolar austretende Sarkode der Pseudopodien zum Theil mit den enganliegenden benachbarten, so dass es den Schein hat, als träten die Pseudopodien allein und ursprünglich aus der die einzelnen Individuen verbindenden Sarkode hervor. Prüft man aber genauer, so überzeugt man sich, dass das beschriebene eigenthümliche Verhältniss der Pseudopodienausstrahlung bei den Colonieen (Cystophrys) gerade so stattfindet, als in den Einzelwesen (Diplophrys)[1].

Archer hat die von mir beschriebene Acanthocystis spinifera ebenfalls aufgefunden und einige interessante Beobachtungen über dieselbe gemacht. Zunächst berichtet er über einen Conjugations-Process der A. spinifera[2]). Doch scheinen mir die Gründe, die ihn veranlassen das von ihm beobachtete Object, das aus zweien vermittelst einer Brücke mit einander verschmolzenen Individuen besteht, als eine Conjugation und nicht als Theilung zu deuten, keineswegs überzeugend. Die Stellung der Nadeln an dem Isthmus zwischen beiden Individuen kann hierfür nicht als Beweis, wie mir scheint, angesehen werden, da auch bei einer Theilung eine Anzahl der Nadeln eine mehr oder minder verticale Stellung erhalten kann. Ebenso wenig kann das vollständige Ineinanderübergehen, d. h. de Mangel einer Demarcationslinie an dem Isthmus als Grund für die Conjugation gelten. Entscheidung hierfür bringt meiner Meinung nach allein die Beobachtung eines Aneinanderlegens und einer allmählichen vollkommenen Verschmelzung zweier vorher getrennter Individuen zu einem Einzigen.

Sodann bestätigt Archer die von mir beobachtete centrale Blase im Innern des Sarkodekörpers von A. spinifera, die er mit vollem Rechte glaubt als »Centralkapsel« bezeichnen zu können.

1) Ich werde unten bei Beschreibung der Elaeorhanis cincta (S. 23) noch einmal auf die merkwürdigen diplophrysähnlichen Organismen zurückkommen.

2) Fasc. II pag. 27, Pl. XII Fig. 7.

Ausserdem sah er innerhalb dieser Kapsel noch ein kleineres Gebilde, das durch Behandlung mit Carminlösung eine intensiv rothe Färbung annahm und dadurch als kugeliger Körper scharf aus dem Innern hervortrat. Er bezeichnet dieses centrale Bläschen als »Binnenblase«. Da ich indessen die A. spinifera hier in Marburg bisher nicht wieder angetroffen habe, so bin ich ausser Stande auf die mancherlei interessanten Fragen, die Archer an die Beobachtung dieser Form knüpft, näher einzugehen.

Eine weitere von Archer aufgefundene Art der Gattung Acanthocystis ist:

Acanthocystis Pertyana (Archer) [1]).

Archer giebt dieser Form folgenden Charakter: »Radiale Nadeln sehr kurz, Stamm (Basis) derselben verhältnissmässig dick, sich verschmälernd (»tapering«), am äusseren Ende zugespitzt; die Pseudopodien sehr dünn, ungefähr so lang als der Durchmesser des Körpers, kleine Körnchen enthaltend, die sich auf und nieder bewegen; der Körper meistens farblos, aber zuweilen grün, wenn er mehr oder weniger mit Chlorophyllkörnern erfüllt ist. Der Durchmesser des Körpers wechselt zwischen $^1/_{800}$ bis $^1/_{600}$, die Länge der Nadeln von $^1/_{5000}$ bis $^1/_{3300}$ eines Zolles«.

Der Acanthocystis Pertyana Archer's vermag ich noch eine andere bezüglich der Stachelbekleidung jener ähnliche Art anzureihen, die ich vor einiger Zeit hier in einem mit der Lahn in Verbindung stehenden Wasserbecken aufgefunden habe. Ich nenne sie in Rücksicht auf ihre Färbung:

Acanthocystis flava (Greeff).

(Taf. I Fig. 5.)

Die radialen Stacheln sind kaum ein Dritttheil des Körperdurchmessers lang, an der Basis verhältnissmässig breit, nach aussen allmählich sich zuspitzend; sie scheinen mit einem ähnlichen Fussplättchen wie die Nadeln der A. turfacea und A. spinifera auf

1) Fasc. I pag. 2 u. p. 42, Pl. VIII Fig. 1.

der Oberfläche des Körpers festzusitzen. Zwischen den Stacheln treten die feinen, fadenförmigen Pseudopodien in ebenfalls durchaus radiärer Richtung weit nach aussen. Der Körper ist 0,03 bis 0,04 Mm. im Durchmesser, gelblich braun gefärbt, mit einigen rothen oder dunkelbraunen Körnern im Innern. Ausserdem sind mehrere farblose Körner von ähnlicher Grösse vorhanden. Aus der Mitte des Körpers tritt, namentlich bei genügender Compression, ein kugeliger anscheinend hyaliner Körper (Centralkapsel) hervor.

Ausserdem habe ich sehr häufig kleine und kleinste Formen von Acanthocystis gefunden, ähnlich denjenigen, wie sie Archer in seiner Abhandlung als muthmassliche Jugendzustände von Acanthocystis spinifera beschreibt und abbildet[1]). Bei Allen konnte ich die kieselige Natur der äusseren sehr feinen Stacheln feststellen und somit die Zugehörigkeit zur Gattung Acanthocystis. Die meisten derselben habe ich indessen für Jugendzustände der Acanthocystis turfacea oder A. spinifera gehalten, bei denen indessen die genaue Beschaffenheit der Stacheln, ob nämlich an der Spitze gegabelt oder einfach zugespitzt, wegen der grossen Feinheit dieser Gebilde nicht immer deutlich erkannt werden konnte. Viele indessen waren, wie ich schon oben hervorgehoben habe, unzweifelhafte Jugendformen der Acanthocystis turfacea.

Pompholyxophrys punicea Archer[2]).
Hyalolampe fenestrata Greeff[3]).

(Taf. I Fig. 6 u. 7.)

Die mit den vorstehenden Namen bezeichneten und ohne Zweifel vollkommen identischen Formen sind, wie es scheint, fast gleichzeitig von Archer und mir beobachtet und beschrieben worden. Archer beansprucht für sich die Priorität. Die thatsächliche Begründung dieses Anspruches möchte ihm indessen schwer werden, da in der That, wie es scheint, die Veröffentlichung fast vollkommen gleichzeitig erfolgt ist, denn sowohl das Heft des Quarterly Journal of microscopical Science, in welchem sich die erste Mittheilung über

1) Fasc. II, Pl. XII Fig. 8.

2) Fasc. I pag. 19, Pl. VIII Fig. 4—5.

3) Arch. f. mikr. Anat. V. Bd. S. 501, Taf. XXVII Fig. 37.

die Pompholyxophrys punicea Archer's befindet, als auch dasjenige des M. Schultze'schen Archivs für mikroskop. Anatomie, welches meine Beobachtungen der Hyalolampe fenestrata enthält, sind beide, wie ich sehe, im October des Jahres 1869 ausgegeben worden.

Eine wesentliche Differenz in unseren Angaben über dieses Geschöpf besteht in der Auffassung der äusseren hyalinen und anscheinend alveolären oder blasigen Rindenschicht des Körpers.

Archer erklärt diese Schicht für Sarkode mit kleinen, hyalinen Bläschen, ähnlich der alveolären Schicht von Actinophrys.

Nach meinen früheren Beobachtungen wird die Rinde meiner Hyalolampe fenestrata durch eine Kieselschale gebildet, »die wie aus einzelnen an einander gelegten Glaskügelchen gebildet zu sein scheint«. Auf den ersten Blick glaubte ich ebenfalls ein alveoläres blasiges Sarkodenetz vor mir zu haben, aber schon eine genauere Betrachtung der Contouren belehrte mich, dass dasselbe von festerem Gefüge sein müsse [1]). Die weitere Untersuchung zeigte, dass weder auf Zusatz von Essigsäure, noch Kali, noch selbst Schwefelsäure die Rindenschicht verschwand, dass vielmehr die Bläschen ihre Contouren behielten, und so nahm ich an, dass die bläschenartigen Gebilde aus Kieselerde beständen und, wie mir schien, in Form eines Gittergehäuses ähnlich der Clathrulina elegans.

Nach meinen ersten Mittheilungen habe ich den in Rede stehenden Rhizopoden noch einige Male in Bonn, wo er besonders im Anfang des Frühjahrs in gewissen kleinen stehenden Gewässern ziemlich häufig war, wieder angetroffen und bei dieser Gelegenheit, ausser einigen neuen unten zu erwähnenden Beobachtungen abermals constatiren können, dass die Bläschen der Rindenschicht der Pompholyxophrys punicea Archer aus einer sehr festen widerstandsfähigen Substanz, keinenfalls aus Sarkode bestehen. Verschiedene Reagentien, die sonst eine alveoläre Sarkode alsbald zerstören und namentlich die Bläschen oder Vacuolen sofort collabiren machen, vermochten an der blasigen Rindenschicht dieses Rhizopoden nichts zu ändern. Die kleinen hellen kugeligen Bläschen traten immer wieder, wenn auch in zarten Umrissen, hervor. Allein ich bin über den Punkt wieder zweifelhaft geworden, ob die Bläschenstructur dieser Schicht der Ausdruck von kleinen runden Löchern an der

---

1) In meiner ersten Abhandlung steht in Folge eines Druckfehlers irrthümlich »ersterem« statt »festerem« Gefüge.

Oberfläche sei, so dass also, wie ich glaubte annehmen zu dürfen, ein den Körper umschliessendes Gitterwerk vorhanden sei, oder ob die Bläschen nicht vielmehr solide kugelige Körper sind. Das Gehäuse würde in diesem Falle, entsprechend dem in meiner ersten Mittheilung wiedergegebenen Eindruck, »wie aus einzelnen aneinander gelegten Glaskügelchen gebildet«, erscheinen. Diese Auffassung würde sich auch der von Archer mehr nähern, der die Bläschen für frei und isolirbar erklärt. Es würde dann aber noch immer die sehr ins Gewicht fallende Differenz über die Constitution dieser Bläschen bestehen bleiben. Ich habe in der letzten Zeit mehrfache Versuche gemacht die Pompholyxophrys punicea hier wieder aufzufinden, um die obigen Fragen womöglich zur Entscheidung zu bringen, aber bisher ohne Erfolg. Dahingegen kann ich aus der früheren Zeit eine interessante Beobachtung zur Naturgeschichte dieses Rhizopoden hinzufügen, die aber zu gleicher Zeit auch wiederum für meine obige Annahme einer Rindenschicht von fester und wahrscheinlich kieseliger Natur spricht. Es ist dieses eine Encystirung, und zwar vermittelst einer doppelten Cyste, einer äusseren und einer inneren (Taf. I Fig. 6). Die äussere wird gebildet durch die Rindenschicht des Körpers, die in diesem Falle wenigstens ein unzweifelhaftes Kieselgerüst darzustellen scheint, an welchem aber die frühere scheinbar alveoläre Structur noch vollständig erhalten bleibt (Fig. 6 a). Unter dieser äusseren Schale zieht sich der Körper des Rhizopoden kugelig zusammen, so dass sein Umfang von der äusseren Hülle in der Regel weit zurücktritt (Fig. 6 b) und man hieraus schon die starre und feste Beschaffenheit dieser Hülle erschliessen kann. Dann umgiebt sich der Körper mit einer neuen und nach meiner auf die Anwendung verschiedener Reagentien gegründeten Untersuchung mit einer ebenfalls kieseligen Cyste, die bei stärkerer Vergrösserung auf der ganzen Oberfläche wie mit feinen regelmässig vertheilten Poren besetzt ist (Taf. I Fig. 7). Dieser inneren Cyste liegt die rothbraune Thierkugel dicht an. Den weiteren Verlauf dieses Encystirungsprocesses und seine physiologische Bedeutung, die wohl ohne Zweifel, entsprechend der Encystirung verwandter Organismen, in einem Modus der Fortpflanzung und eines gleichzeitigen Schutzes und Erhaltung der Individuen innerhalb eines gewissen Zeitraumes zu suchen ist, habe ich nicht verfolgen können, da ich, wie schon oben bemerkt, diese Form hier nicht wieder angetroffen habe.

Heterophrys myriopoda Archer[1]).

(Taf. I Fig. 8.)

Diesen interessanten Rhizopoden habe ich sowohl in Bonn als auch kürzlich hier gefunden. Ich zweifle nicht, dass es dieselbe Art ist, die ich in meiner ersten Abhandlung S. 492 beschrieben und Tafel XXVII Fig. 18 abgebildet, aber nicht besonders benannt habe, da ich, wie ich schon oben angeführt, in ihr eine Entwicklungsstufe von Acanthocystis turfacea vermuthete. Mit Ausnahme der Kieselstacheln, die nach meiner damaligen Beobachtung dieser Form ebenfalls zukommen, wenn auch in sehr geringer Anzahl und in anderem Verhältniss zum Körper, indem sie mit ihrem Basalende nicht vermittelst Plättchen der Oberfläche des Körpers aufsitzen, sondern in das Innere eintauchen, stimmen alle wesentlichen Charaktere mit Heterophrys myriopoda Archer's überein. Da ich indessen damals nur ein paar Exemplare, die ich zufällig antraf, untersuchen konnte, so ist es immerhin möglich, dass ich einige von den stärkeren Pseudopodien der Heterophrys myriopoda für Kieselnadeln gehalten habe. Kürzlich habe ich die Heterophrys myriopoda in den Wasserbecken der Torfwiesen bei Schweinsberg in reichlicher Anzahl wieder aufgefunden, indessen niemals an ihnen wieder Kieselstacheln constatiren können.

Der Körper dieses Rhizopoden hat ungefähr 0,08 Mm. im Durchmesser und ist wie Acanthocystis turfacea mit grünen Körnern ganz erfüllt. Die Körner sind im Allgemeinen grösser als bei Acanthocystis turfacea und meist lebhafter und heller grün. Bei einiger Erfahrung kann man häufig hierdurch schon die beiden genannten Formen sofort von einander unterscheiden. Ausser den grünen Körnern sind auch, aber meist nur wenige blasse im Innern der Heterophrys enthalten und zuweilen einzelne intensiv gelb gefärbte öltropfenartige Körper. Alle diese Gebilde sind in eine bewegliche körnchenreiche Sarkode eingebettet. Einen Nucleus oder ein centralkapselartiges Gebilde habe ich bisher im Innern mit Sicherheit nicht feststellen können. Auch Archer konnte nichts derartiges wahrnehmen. Indessen ist zu berücksichtigen, dass die Untersuchung hierauf bei den massenhaft im Innern angehäuften

---

1) Fasc. I p. 16, Pl. XI Fig. 4.

Körnern sich meist nur durch Zerdrücken des ganzen Körpers unter dem Deckglase bewerkstelligen lässt. Die dann nach aussen tretenden Inhaltstheile sind natürlich bezüglich ihrer vorherigen natürlichen Lage, zum Theil auch ihrer Form, ja ihrer Zugehörigkeit zu dem betreffenden Objecte mit grosser Vorsicht zu beurtheilen.

Der äussere Körperumfang ist von einer zweifachen Sarkodeschicht umgeben, zunächst von einem hyalinen sehr schmalen Saum (Taf. I Fig. 8 a), auf den nach aussen eine breitere, meist leicht gelblich gefärbte und körnchenführende Schicht folgt (Fig. 8 b).

Zweierlei Pseudopodien, diesen beiden Schichten bezüglich ihres Ursprungs entsprechend, strahlen ringsum von dem Körper der Heterophrys: Zunächst eine Menge sehr feiner kurzer Fäden, die ausschliesslich der äusseren körnchenführenden Schicht zu entstammen scheinen (Fig. 8). Sie treten in radiärer Richtung vom Thierkörper nach aussen, zuweilen auch gruppen- oder büschelweise und dann oft unter einander divergirend und mit den benachbarten sich kreuzend, wie ich es schon in meiner früheren Abhandlung bei der eben erwähnten mit der Heterophrys wahrscheinlich identischen Form beschrieben habe. Auch einzelne grüne Körner treten zeitweise, aber, wie es scheint, in der Regel durch äusseren Druck veranlasst, in die körnige breite Sarkodeschicht, wie ich ebenfalls schon früher angegeben habe.

Ausser diesen zahlreichen feinen Strahlen sieht man noch eine geringere Anzahl langer und verhältnissmässig kräftiger Pseudopodien austreten, die man mit Leichtigkeit durch die äussere breite Sarkodeschicht hindurch bis auf die schmale hyaline Zone, die die grüne Thierkugel unmittelbar umgiebt, verfolgen kann. Sie ragen über die feinen Strahlen, nach aussen sich allmählich zuspitzend, um das Doppelte und Dreifache hinaus (vgl. Fig. 8).

Mit Heterophrys myriopoda und Acanthocystis turfacea zusammen fand ich zuweilen eine Form (Taf. I Fig. 9), die sich zunächst an die in meiner ersten Abhandlung (S. 491, Taf. XXVII Fig. 35) beschriebene anschliesst. Wie dort wird auch hier der eigentliche Körper von einer ziemlich breiten Sarkodeschicht umgeben, die aber nicht Körnchen trägt, sondern feine kurze Stäbchen (Fig. 9), im Uebrigen aber fast vollkommen mit jener übereinstimmt. Allein ob sie in der That identisch sind, vermag ich nicht zu bestimmen, ebenso wenig ob die Letztere (Fig. 9) möglicherweise, wie ich es auch bei der zuerst beschriebenen vermuthete, eine Entwicklungsstufe von

Acanthocystis turfacea oder Heterophrys myriopoda ist, oder nicht vielmehr ein besonderer Organismus.

Elaeorhanis cincta nov. gen. et nov. spec.

(Taf. I Fig. 10.)

Im Centrum des kugeligen Körpers liegt ein glänzendes öltropfenartiges Gebilde, das meist intensiv gelb gefärbt ist, bald dunkelgelb, tief orange oder bräunlich, bald hellgelb und zuweilen fast ganz farblos. Dieses Centrum wird umschlossen von einer hyalinen Kugel, die eine feste kapselartige Begrenzung zeigt und nach aussen noch von einer, wie es scheint, dünnen und hellen Sarkodeschicht umgeben ist. Der ganze Umfang dieses so aufgebauten Körpers ist nun noch mit einem mehr oder minder zusammenhängenden Gerüst von Diatomeen, Sandkörnchen etc. umkleidet (Fig. 10). Durch diesen äusseren Mantel treten feine hyaline Pseudopodien strahlenförmig nach aussen. Zuweilen schien es mir, als ob neben der Oelkugel, zum Theil durch sie verdeckt, noch ein nucleusartiges Gebilde liege, ohne dass ich indessen hierüber wegen des äusseren und den Einblick erschwerenden Gerüstes volle Gewissheit erlangen konnte. Der ganze Körper ist mit der äusseren Bekleidung meist nur 0,02 bis 0,03 Mm. im Durchmesser gross, häufig noch kleiner.

Das vorstehend charakterisirte merkwürdige Wesen, das ich Elaeorhanis cincta genannt habe, ist, wie ich denke, identisch mit demjenigen, dessen Archer als eines der diplophrysähnlichen Organismus erwähnt[1]) und das er auf Taf. XII Fig. 9 und Taf. XIII Fig. 10 abbildet. Archer konnte indessen keine Pseudopodien und keine andern Bewegungserscheinungen erkennen. Die allerdings auffallende Aehnlichkeit der Elaeorhanis cincta mit den diplophrysartigen Rhizopoden, welche letztere ich in meiner ersten Abhandlung ausführlich beschrieben habe[2]) und über die ich auch oben einige nachträgliche Bemerkungen angefügt habe (S. 15), brachte mich ebenfalls auf die Vermuthung eines genetischen Zusammenhanges beider Organismen. Zunächst ist allerdings eins der auffallendsten Merkmale, nämlich die in der Mitte des Körpers liegende Oelkugel, beiden gemeinsam, ebenso die die Letztere umgebende hyaline scharf

1) Fasc. II p. 32.

2) Erster Artikel S. 495, Taf. XXVII Fig. 25—28.

umgrenzte Aussenschicht. Es ist nun leicht denkbar, dass beim weiteren Wachsthum resp. behufs Ausbildung zum fertigen Organismus von der Umgebung eine äussere gerüstartige Bekleidung von Diatomeen, Sandstückchen etc. angezogen würde, ja dass von einigen Formen Kieselstückchen ausgeschieden würden. Ein Hinderniss gegen die Zusammenstellung der beiden Organismen ist aber die durchaus verschiedene Ausstrahlung der Pseudopodien, die bei Diplophrys bipolar, bei Elaeorhanis durchaus radiär ist. Allein nach Bildung einer, wenn ich so sagen darf, extrakapsulären Sarkodeschicht, wie wir sie bei Elaeorhanis sehen, könnte die vorher bipolare direct der Centralkapsel entströmende Pseudopodienmasse in eine dem fertigen Organismus zukommende radiäre Ausstrahlung übergehen. Ich habe in Folge dessen die in Rede stehenden Wesen noch einmal aufgesucht, um die vermuthete Verbindung womöglich durch die Beobachtung festzustellen, ohne indessen meine vorherigen Zweifel vollständig beseitigen zu können. Es ist mir zwar geglückt eine Diplophrysform aufzufinden, deren äussere hyaline Kapsel noch mit einer (extrakapsulären) Sarkodeschicht umgeben war (Taf. I Fig. 11). Der äussere Umfang dieser Schicht war ausserdem mit feinen körnchenartigen Stäbchen bedeckt, die offenbar keine von aussen aufgenommene, sondern der Sarkode zugehörige, d. h. von ihr ausgeschiedene Gebilde waren. Aber die Pseudopodien traten, wie man aufs deutlichste wahrnehmen konnte, auch hier von zwei entgegengesetzten Stellen der Kapsel, die äussere Sarkodeschicht durchsetzend, büschelartig nach aussen (siehe Fig. 11).

Bei einer andern Form fand ich die innere Oelkugel in mehrere zerlegt, aber noch von einer gemeinschaftlichen hyalinen Kapsel umschlossen (Taf. I Fig. 12). Und nun treten nicht zwei entgegengesetzte Pseudopodienbüschel, sondern mehrere von verschiedenen Punkten des Umfangs hervor, so dass es in der That den Anschein hat, als ob die Pseudopodien in den Oelkugeln ihren Ausgangsheerd haben. Bei einer andern Diplophrysform indessen, bei der um die in der Mitte gelegene grössere, röthlich-braune Oelkugel mehrere kleine Kügelchen gruppirt waren, konnte ich nur eine bipolare Ausstrahlung erkennen (Taf. I Fig. 13).

Mit den diplophrysartigen Organismen zusammen fand ich sehr häufig andere, die ich ebenfalls im genetischen Zusammenhang mit den Ersteren vermuthete. Sie hatten indessen durchaus den Habitus einer Actinophrys angenommen, namentlich mit dem dieser

zukommenden Charakter der gleichmässig radiären Ausstrahlung der Pseudopodien. Ich habe Taf. I Fig. 14 eine solche Form abgebildet: der kugelige oder scheibenförmige Körper, der nur ca. 0,02 Mm. im Durchmesser hat, ist von einer körnigen Sarkode und einigen röthlichen oder gelblichen öltropfenartigen Kugeln, die in ihrem Aussehen vollständig denjenigen der Diplophrys, namentlich der zuletzt erwähnten (Fig. 12) entsprechen. Im Centrum des Körpers liegt ein Nucleus mit Nucleolus. Der äussere Umfang zeigt zunächst eine ziemlich scharfe Umgrenzung und von ihm treten die feinen und einfachen Pseudopodien in radiärer Richtung nach aussen. Die Oberfläche des Körpers ist aber ausserdem noch umgeben von einer feinen körnigen Sarkodeschicht, die zwischen der Basis der Pseudopodien langsam strömend sich bewegt. Eine contractile Blase konnte ich nicht wahrnehmen.

Aus den vorstehend angeführten Beobachtungen erhellt, dass eine feste Verbindung der oben von mir beschriebenen Elaeorhanis cincta mit Diplophrys Archeri, trotz der in einiger Hinsicht grossen Uebereinstimmung bisher nicht nachzuweisen ist. Ausser Zweifel aber scheint mir, dass, wie ich auch schon früher hervorgehoben, Diplophrys Archeri mit Cystophrys oculea zusammengehört, dass die Letztere wahrscheinlich bloss eine durch fortgesetzte Theilung entstandene Colonie der Ersteren ist. Ob die diplophrysartigen Rhizopoden ausgebildete Formen sind oder nur Entwicklungszustände anderer, muss die weitere Beobachtung lehren. Die Untersuchung, namentlich die Verfolgung der Lebensgeschichte dieser Geschöpfe, ist bei der ausserordentlichen Kleinheit und dem plötzlichen Auftreten und Wiederverschwinden etc. mit sehr grossen Schwierigkeiten verknüpft.

Was indessen unsere Elaeorhanis cincta betrifft, so zweifle ich nicht, dass dieselbe eine vollständig entwickelte Form darstellt, die trotz ihrer Kleinheit eine auffallende Radiolarienähnlichkeit zur Schau trägt. Wir haben eine äussere skeletartige Umhüllung, die, vielleicht durch Verschiedenheit der einzelnen Arten bedingt, zum Theil zwar von Fremdkörpern (Diatomeen, Sandkörnchen etc.) zusammengesetzt ist, zum Theil aber auch eigne Bildung sein mag. Wir haben ferner eine durch die Lücken des Gerüstes hindurchtretende radiäre Ausstrahlung der Pseudopodien, eine unter dem Gerüst liegende extrakapsuläre Sarkode, und endlich eine grosse Centralkapsel mit einem ebenfalls verhältnissmässig grossen central gele-

genen ölkugelartigen Körper und wahrscheinlich noch anderen kernartigen Gebilden.

Pinaciophora fluviatilis nov. gen. et nov. spec.
(Taf. I Fig. 15, 16 u. 17.)

Mit dem vorstehenden Namen bezeichne ich eine interessante, den Radiolarien, wie mir scheint, ebenfalls sehr nahe stehende Rhizopodenform des süssen Wassers, die ich vor einigen Jahren bei Bonn im Rheine fand und bereits früher kurz beschrieben habe[1]). Sie scheint bloss im fliessenden Wasser zu leben, denn bei meinen vielfachen Untersuchungen der hierher gehörigen Bewohner der stehenden Gewässer habe ich niemals eine Spur davon angetroffen. Der Körper ist kugelig und hat einen Durchmesser von ungefähr 0,05 Mm. Seine Oberfläche ist ringsum von einem Gerüst oder, wenn man will, einer Schale umgeben, die aus dicht an einander liegenden Kieselplättchen oder Täfelchen zusammengesetzt ist. Die Täfelchen haben ungefähr die Gestalt eines Ovals mit zugespitzten Enden (Taf. I Fig. 16 a, b, c). Sie sind auf ihrer Oberfläche mit zahlreichen feinen Löchern versehen, die bei genauerer Prüfung sich als Poren erweisen, die die Täfelchen und somit die ganze Schale in radiärer Richtung zum Thierkörper durchbohren, ähnlich einem Foraminiferengehäuse. Durch diese Poren scheinen die zarten fadenförmigen, einfachen und radiären Pseudopodien nach aussen zu treten. Die Kieseltäfelchen sind aber nicht zu einem starren Gerüst an einander gekittet, sondern liegen nur dicht aber beweglich an einander (Fig. 16 a), so dass sie sich durch Druck etc. leicht verschieben und isoliren lassen (Fig. 16 b). Nach innen folgt auf die Kieselhülle zunächst eine schmale helle Sarkodeschicht, die die rothbraun gefärbte Körpersubstanz umschliesst. Indessen sind Rinden- und Innenschicht nicht scharf von einander geschieden, sondern die röthlichen Körnchen der letzteren treten mehrfach in die erstere über (Fig. 15). Im Centrum des Körpers liegt eine verhältnissmässig grosse hyaline kapselartige Kugel, die ihrerseits ein zweites ebenfalls kugeliges und central gelegenes Gebilde von feinkörnigem Inhalt umschliesst (Fig. 17).

---

1) Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissensch. zu Marburg, Juni 1871.

Die hier beschriebene Form bietet ein besonderes Interesse durch den Besitz eines äusseren Kieselgerüstes, besonders aber durch die eigenthümlichen Formverhältnisse desselben. Das Gerüst besteht zwar aus einzelnen Stücken, die aber als Täfelchen zu einer kugeligen Schale an einander gelegt sind. Das Merkwürdigste aber ist, dass diese Täfelchen, und somit die ganze Schale, zum Durchtritt der Pseudopodien mit feinen Poren durchsetzt ist, ähnlich einem Foraminiferengehäuse.

Chondropus viridis nov. gen. et nov spec.

(Taf. II Fig. 18.)

Der kugelige Körper ist erfüllt mit grünen festen Kapseln, die bei Compression und stärkerer Vergrösserung eine unregelmässige, mehrfach zerklüftete Oberfläche zeigen. Zwischen den grünen Kapseln, zumeist, wie es scheint, auf dem äusseren Umfang des Körpers, liegen kleine, scharf conturirte Stäbchen und sonstige mehr oder minder unregelmässige Stückchen von ebenfalls scharfer Umgrenzung. Die diese Gebilde umschliessende Sarkode hat einen gelblichen Schein, der namentlich am äusseren Umfang als gelber Randsaum hervortritt. Ausserdem führt die Sarkode viele dunkelglänzende Körnchen, die in lebhafter Bewegung die Oberfläche umkreisen. Von dem äusseren Umfang des Körpers strahlen in durchaus radiärer Richtung zarte fadenförmige Pseudopodien hervor, kaum so lang als der Durchmesser des Körpers, in welchen die von der Oberfläche und aus dem Innern austretenden dunkelglänzenden und verhältnissmässig grossen Körnchen mit auffallend grosser Geschwindigkeit auf- und niederlaufen. Ein kern- oder centralkapselartiges Gebilde konnte ich im Innern von Chondropus viridis nicht wahrnehmen. Der Körper hat einen Durchmesser von 0,04—0,05 Mm. Ich fand diesen Rhizopoden im Frühjahr zwischen sandigem, mit Diatomeen erfülltem Schlamm aus der Lahn.

Astrococcus rufus nov. gen. et nov. spec.

(Taf. II Fig. 19.)

Der rothbraune kugelige Körper ist von einer hyalinen, farblosen Rindenschicht umgeben, in und auf welcher dunkelglänzende Körnchen lebhaft sich bewegen. Die Färbung der Innensubstanz

rührt von vielen kleinen Farbstoffkörnchen her. Ausserdem treten bei Druck grössere hyaline Körner aus dem Innern hervor, ähnlich den blassen Körnern der Acanthocystis, nur kleiner. Ein einzelnes grösseres kernartiges Gebilde konnte ich nicht auffinden. Von dem rothbraunen Körper strahlen, die hyaline Rinde durchsetzend, feine fadenförmige Pseudopodien nach aussen, meist kürzer als der Durchmesser des Körpers. An ihnen gleiten durchaus ähnlich wie bei Chondropus viridis die dunkelglänzenden Körnchen der Rindenschicht in sehr lebhafter Bewegung auf und nieder.

Der Körper des Astrococcus rufus hat einen Durchmesser von ca. 0,05 Mm.

Heliophrys variabilis nov. gen. et nov. spec. [1])

(Taf. II Fig. 20 bis 23.)

Der kugelige oder scheibenförmige Körper (Fig. 20c) ist von einer in der Regel weit abstehenden durchaus hyalinen und homogenen Rindenschicht umgeben, die auf ihrer Oberfläche mit feinen kurzen stäbchenartigen Körnchen bedeckt ist (Fig. 20, 22 u. 23a). Lässt man verdünnte Essigsäure oder Alkohol dem Objecte zufliessen, so fällt die hyaline Rindenschicht zusammen, aber die Stäbchen und Körnchen bleiben und legen sich dicht an den Körper an. Stärkere Agentien, wie z. B. Schwefelsäure, lösen auch diese vollständig. Der eigentliche Körper der Heliophrys variabilis besteht aus körniger Sarkode mit vielen Vacuolen von verschiedener Grösse (Fig. 22 u. 23d). Meist sind die Vacuolen isolirt, nur selten so dicht zusammengedrängt, dass sie nach Art der Actinophryen netzförmig zusammenzuhangen scheinen. Keine dieser Blasen zeigt pulsirende Contractionen. Ausserdem liegen in der Innensubstanz fast stets grüne und rothe Körner, aber in wechselnder Menge (Fig. 20 u. 21), so dass sie bald sehr reichlich vorhanden sind, bald nur spärlich oder vollständig fehlen. Sie scheinen von aufgenommener Nahrung herzurühren. Im gewöhnlichen Zustande ist von kernartigen Gebilden im Innern nichts wahrzunehmen. Erst bei hinreichender Compression erscheinen mehrere zarte hyaline Kapseln mit einem etwas

1) Eine kurze Beschreibung dieses Rhizopoden habe ich bereits früher in den Sitzungsberichten der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissensch. zu Marburg, Juni 1871, gegeben.

dunkleren aber ebenfalls homogenen Centrum (Fig. 22 u. 23 c). Meist zählte ich 4 oder 5, aber auch mehr, bis 7 oder 8. Bei Zusatz von Essigsäure etc. treten die Kerne noch deutlicher hervor. Die von dem Körper ringsum durch die hyaline Rindenschicht nach aussen strahlenden Pseudopodien (Fig. 20 u. 22 b) sind in gewöhnlichem Zustande einfach fadenförmig. Zuweilen aber, wie es scheint veranlasst durch lebhaftere Bewegungen, treten eigenthümliche Formveränderungen des ganzen Körpers ein. Die kugelige oder scheibenförmige Gestalt geht in eine unregelmässige mehr oder minder gestreckte über (Fig. 21 u. 23). Zu gleicher Zeit treten die Pseudopodien hier und dort in dickerem Strahle hervor und verästeln sich nach aussen oft mehrfach, aber immer mit nadelförmig zugespitzten Enden (Fig. 21, 23 b). Man kann diese Formveränderungen des Körpers und der Pseudopodien dadurch hervorrufen, dass man das Object einer nicht allzu starken Compression vermittelst eines Deckglases aussetzte.

Der Durchmesser des ganzen Körpers mitsammt der Rindenschicht beträgt ungefähr 0,06 Mm.

Heliophrys variabilis findet sich namentlich im Frühjahre und anfangs Sommer sehr häufig in stehenden und auch fliessenden Gewässern auf dem schlammigen Grunde oder an Wasserpflanzen kriechend.

Sphaerastrum conglobatum nov. gen. et nov. spec.

(Taf. II Fig. 24 bis 26.)

Colonieen von actinophrysartigen Rhizopoden, die durch Sarkodestränge mit einander verbunden sind. Die Einzelwesen haben einen kugeligen scharf umgrenzten Körper, von dem die Pseudopodien ausstrahlen, meist nicht allseitig, sondern von den Theilen der Oberfläche, die nach aussen gerichtet sind. Um die Pseudopodien zieht sich ein breiter heller Sarkodesaum, der in der Regel von einem Pseudopodium zum andern eingebuchtet ist und dadurch oft wie eine Guirlande die ganze Colonie umzieht (Fig. 24). Zuweilen drängt sich diese Aussensubstanz an der Basis oder der Spitze eines oder einiger stärkerer Pseudopodien zusammen und zeigt dann ein eigenthümliches Gewirr von vielfach verschlungenen Linien (Fig. 25 u. 26).

Der Körper von Sphaerastrum conglobatum besteht aus heller homogener Substanz mit vielen gröberen und feinen Körnchen. Im

Centrum liegt eine verhältnissmässig grosse, helle Kugel (Fig. 25) mit dunklerem Kern, der namentlich bei weiterer Compression deutlich hervortritt (Fig. 26).

Sphaerastrum conglobatum ist meist zu Colonieen von 10 bis 20 Individuen verbunden. Der Körper der Einzelthiere hat ungefähr einen Durchmesser von 0,03 Mm. Fundort: Bonn und Marburg in stehenden Gewässern.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

(Die sämmtlichen Figuren sind, wenn keine besondere Bezeichnung der Vergrösserung beigegeben ist, bei ca. 350- bis 400facher Vergrösserung gezeichnet.)

Tafel I, Figur 1 bis 17 incl.

Fig. 1. Acanthocystis turfacea bei hinreichender Deckglascompression, so dass die Innengebilde sichtbar werden. Die Figur stellt auf diese Weise einen Querschnitt, durch den Mittelpunkt des Körpers gehend, dar. Im Centrum liegt das centralkapselartige Gebilde c, aus dessen bläschenformigem Mittelpunkt die sternförmige Ausstrahlung feiner Fäden hervorgeht. Die Fäden durchsetzen den Innenraum und treten als Axenfäden in die Pseudopodien b. Der Innenkörper ausserhalb der Centralkapsel ist erfüllt mit grünen und blassen Körnern und vacuolen- und körnchenhaltiger Sarkode. Um den Innenkörper e legt sich eine schmale Aussenschicht f, ohne grüne und blasse Körner, deren Sarkodekörnchen eine sehr lebhafte Bewegung zeigen. a lange und an der Spitze kurzgegabelte radiale Stacheln, d kurze an der Spitze weitgegabelte Stacheln.

Fig. 2 u. Fig. 3. Die Centralkapsel von Acanthocystis turfacea nach Behandlung mit Essigsäure. Die sternförmige Zeichnung verschwindet hierdurch allmählich.

Fig. 4. Die Centralkapsel von Acanthocystis turfacea im frischen Zustande aus dem Körper isolirt. a die äussere Membran, b die hyaline Aussenschicht, c der etwas dunklere Innenkörper mit dem centralen Bläschen.

Fig. 5. Acanthocystis flava Greeff.

Fig. 6. Encystirte Pompholyxphrys punica Archer (Hyalolampe fenestrata Greeff). a äussere Kieselcyste, b Innenköper mit innerer Kieselcyste.

Fig. 7. Innere mit feinen Poren versehene Kieselcyste von Pompholyxophrys punica bei stärkerer Vergrösserung (800facher).

Fig. 8. Hetereophrys myriopoda Archer. a hyaline den Körper unmittelbar umschliessende Sarkodeschicht. b körnchenhaltige Aussenschicht. Aus der Letzteren strahlen die zahlreichen feinen und kurzen Pseudopodien hervor, von der ersteren die langen stärkeren.

Fig. 9. Eine der Heterophrys myriopoda ähnliche Form, aber ohne kurze und feine Pseudopodienausstrahlung. Die Sarkode der Aussenschicht ist, statt mit Körnchen, mit feinen stäbchenartigen Körperchen durchsetzt.

Fig. 10. Elaeorhanis cincta (Greeff) (600malige Vergrösserung).

Fig. 11. Diploprys Archeri mit einer Aussenschicht von Sarkode, die ebenfalls wie bei der vorhergehenden Form mit stäbchenförmigen Gebilden bedeckt ist (800malige Vergrösserung).

Fig. 12. Diplophrys Archeri mit mehreren Oelkugeln im Innern und einer mehrfachen büschelartigen Ausstrahlung der Pseudopodien (600malige Vergrösserung).

Fig. 13. Diplophrys Archeri mit einer grösseren und mehreren kleinen Oelkugeln im Innern, dabei aber mit bipolarer büschelförmiger Pseudopodienausstrahlung (600malige Vergrösserung).

Fig. 14. Ein actinophrysartiger Rhizopode mit Kern und Kernkörper im Innern und mehreren rothbraunen ölkugelartigen Körpern, die denjenigen der vorhergehenden Form ähnlich sind.

Fig. 15. Pinaciophora fluviatilis. a äussere Kieselschale, b Innenkörper, c Pseudopodien.

Fig. 16. Kieselgebilde des Gehäuses von Pinaciophora fluviatilis. a die einzelnen Kieselkörper an einander liegend von der Seite gesehen, so dass die von innen nach aussen gehenden Poren sichtbar sind. b ein isolirtes Kieselgebilde, ebenfalls von der Seite gesehen. c dieselben auf der Fläche gesehen (800- bis 1000fache Vergrösserung).

Fig. 17. Centralkapselartiges Gebilde von Pinaciophora fluviatilis.

Tafel II.

Fig. 18. Chondropus viridis (Greeff).

Fig. 19. Astrococcus rubescens (Greeff).

Fig. 20. Heliophrys variabilis (Greeff). a Aussensarkode mit feinen kurzen Stäbchen, b Pseudopodien, c Körper.

Fig. 21. Heliophrys variabilis. Im Beginn der Formveränderungen des Körpers und der Pseudopodien.

Fig. 22. Heliophrys variabilis, unter Deckglascompression gesehen. a Aussenschicht, b Pseudopodien, c Kerne, d Vacuolen.

Fig. 23. Heliophrys variabilis. Ebenfalls unter Deckglasdruck und fortkriechend, wobei der Körper aus der Kugel- oder Scheibenform in eine langgestreckte übergeht und auch die anfangs einfachen radiären Pseudopodien sich mehrfach verästeln.

Fig. 24. Sphaerastrum conglobatum. Colonie von vielen Individuen, die durch Sarkodestränge mit einander vereinigt sind (80fache Vergrösserung).

Fig. 25 u. 26. Einzelne Individuen von Sphaerastrum conglobatum mit bläschenförmigem Kern und Kernkörper im Centrum und der an den Pseudopodien hinaufkriechenden Aussensarkode.

Ueber Knochenwachsthum.

Eine Erwiderung an A. v. Kölliker

von

Dr. Z. J. Strelzoff
in Jekatherinoslaw.

(Aus dem patholog. anatom. Institut in Zürich.)

Hierzu Taf. III und IV.

I. Knochen-Resorption und Expansion.

In meiner Arbeit über die Histogenese der Knochen [1]) habe ich zu zeigen versucht, dass die typische Gestaltung der Knochen durch die selbständige Entwicklung und durch das ungleichmässige Wachsthum der das Knochenindividuum zusammensetzenden Theile bedingt wird, und dass für die Hypothese einer modellirenden Resorption keine genügenden Beweise vorliegen. Meine Behauptungen basiren auf Untersuchungen der Genese und Topographie der embryonalen Knochen, welche ich meines Wissens zuerst in der angegebenen Richtung genauer studirt habe. Rascher als ich erwarten konnte, haben meine Beobachtungen in Kölliker [2]) einen Gegner gefunden, der bereits in einem vom 2. November 1873 datirten

1) Untersuchungen aus dem patholog. Institut zu Zürich, herausgeg. von Eberth. 1873. 1. Heft.

2) Knochenresorption und interstitielles Knochenwachsthum. Verh. d. phys. med. Gesellsch. in Würzburg. 1873. V. Bd.

Artikel meine Ende October publicirte Arbeit gerade in einem der Hauptpunkte zu widerlegen sucht, indem er die Gestaltung der Knochen durch Resorptionsvorgänge geschehen lässt und alle meine Angaben, die ich gegen die Resorptionstheorie geliefert habe, für irrthümlich und meine Schlussfolgerungen für falsch erklärt.

Der Angelpunkt der Frage, wie Kölliker sagt, ist das Vorkommen einer normalen und typischen Knochenresorption. Die Thatsachen, welche die Resorption beweisen, lassen sich nach ihm kurz folgender Weise resumiren:

1. Die allbekannten Erscheinungen bei der Bildung der von Tomes und de Morgan beschriebenen Haversian spaces.

2. Der endochondral entstandene Knochen wird bei der Bildung der Markhöhle und der Markräume aufgelöst.

3. Mit derselben Bestimmtheit wird eine Resorption von Knochengewebe bewiesen durch das regelrechte Schwinden der periostalen Knochenlagen im Bereich der Resorptionszonen an den Enden der Diaphysen.

4. Ein Schwinden von Knochengewebe beweisen die mit blossem Auge schon wahrnehmbaren Erscheinungen bei der Bildung und dem Vergehen der Alveolen, die Vorgänge bei dem Zahnwechsel, dem Abfallen der Geweihe der Cervina, bei der Bildung der Sinus der Schädelknochen, bei Vergrösserung der Löcher und Kanäle in Knochen, ferner die Zerstörungen an den in lebende Knochen eingebrachten Elfenbeinstiften u. s. w.

5. Das Vorkommen der unter dem Namen Howship'sche Grübchen bekannten Erosionen ist als ein vollgültiger Beweis einer normal statthabenden Zerstörung von Knochengewebe zu betrachten. Mechanische und Krappversuche sprechen zu Gunsten der Knochenresorption.

Die von Kölliker angeführten Punkte bieten eine solche unerschöpfliche Quelle für die Discussion der betreffenden Frage, dass es ganz unmöglich ist, in der vorliegenden Schrift diesen Gegenstand ausführlich zu besprechen. Ich werde mich deshalb darauf beschränken, meine früheren Angaben zu vervollständigen und die neuen vorläufig mitzutheilen, indem ich hoffe, den betreffenden Gegenstand im Laufe dieses Jahres im zweiten Heft der Untersuchungen aus dem pathologischen Institut zu Zürich in extenso zu behandeln.

Bei der Discussion der von Kölliker angeregten Fragen ist es nothwendig, zuerst ins Klare zu bringen, worauf die Kölliker'sche

Resorptionstheorie begründet ist. Ist einmal die Grundlage der ganzen Lehre gefunden, so kann man sich noch fragen, ob das Fundament selbst feststeht.

Studirt man die früheren und neuen Schriften von Kölliker über die Gestaltung der Knochen aufmerksam, so kann man sich überzeugen, dass die neuen Ergebnisse dieses Forschers keine Beweise bringen, um die schon seit einem Jahrhundert existirende Hypothese über Knochenresorption ausser Zweifel zu setzen. So hat er früher[1]) aus einer Vergleichung des Scheitelbeins eines Foetus oder Neugebornen mit dem eines Erwachsenen gefunden, dass das Erstere eine viel stärkere Krümmung besitzt und nicht etwa nur wie ein aus der Mitte des Letzteren ausgeschnittenes Stück sich verhält. Er hat daraus geschlossen, dass „ohne die Annahme örtlicher Aufsaugungsvorgänge an gewissen Stellen nicht auszukommen ist“. Man kann nicht verkennen, dass Kölliker nur darum zu einem solchen Schlusse kam, weil er den Knochen als eine inerte und einer Expansion unfähige Masse betrachtete. Die Grundlage der Resorptionstheorie war also für Kölliker eine Expansionsunfähigkeit der Knochen, welche er als allbekannte, nachgewiesene und ganz unzweifelhafte Thatsache betrachtete.

In seiner neuen Schrift ist Kölliker seiner früheren Auffassung treu geblieben, er sagt nämlich: „Und in der That genügt die einfache Vergleichung zweier Knochen aus verschiedenen Altern, um die grosse Wichtigkeit der Vorgänge (Knochenresorption) darzuthun, die wir in dieser Abhandlung ausführlich geschildert haben“ [2]).

Wenn ich in eine Schieferplatte ein Loch bohre und etwas später finde, dass das Loch grösser geworden ist, so kann dies nicht anders, als durch eine Wegnahme der Substanz an den Rändern des Loches geschehen sein; — eine einfache Betrachtung mit blossem Auge genügt schon, um mit Sicherheit zu entscheiden, dass ein Substanzverlust an der betreffenden Stelle stattgefunden hat. Um meine Angaben über das interstitielle Knochenwachsthum zu widerlegen, sagt Kölliker, dass eine einfache Betrachtung der Löcher und Kanäle in Knochen mit blossem Auge die Thatsache

1) Gewebelehre. Leipzig 1867. S. 232.

2) Die normale Resorption des Knochengewebes. Leipzig 1873. S. 65.

„unzweifelhaft“ erkennen lässt, dass die Vergrösserung derselben durch ein „Schwinden von Knochengewebe“ bedingt wird.

Es ist klar, dass Kölliker den Knochen in Beziehung auf seine Expansionsunfähigkeit der eben angeführten Schieferplatte gleichstellt. Er betrachtet diese Unnachgiebigkeit des Knochens als Folge seiner Härte. So ist z. B. Kölliker keine Thatsache bekannt, welche für ein interstitielles Wachsthum der fertigen Knochensubstanz spräche; — „eine andere Frage ist die,“ sagt Kölliker, „ob bei junger, in Bildung begriffener Knochensubstanz interstitielles Wachsthum sich findet, bei einem Gewebe, das mehr weniger weich und eben im Erhärten begriffen ist (l. c. S. 66).

Betrachtet Kölliker die Expansionsunfähigkeit des betreffenden Hartgebildes als unzweifelhaft, so ist damit Alles gesagt, — die Knochen können ohne einen Substanzverlust nicht gestaltet werden, — die Resorption ist eine nothwendige Folge dieser Annahme und es bleibt nichts übrig, als die Art und Weise zu suchen, wie und an welchen Stellen der Knochen zu Grunde geht.

Schon vor 20 Jahren wurden die sogenannten Howship'schen Lacunen als unzweifelhafte Merkmale der Knochenresorption betrachtet und die Resorptionsvorgänge in dem den Grübchen anliegenden Gewebe gesucht (Tomes und de Morgan). 12 Jahre später hat Robin[1]) gefunden, dass die den Knochenflächen anliegenden Elemente „Myeloplaxen“ sind und zu gleicher Zeit den Umstand erwähnt, dass die Unebenheit der Knochenfläche den Umrissen von Myeloplaxen entspricht. Kölliker hat den von Robin entdeckten Elementen die von Tomes und de Morgan vermuthete Bedeutung zugeschrieben und ist bei seinen Untersuchungen von der Annahme der Resorption, als von einer allbekannten Thatsache ausgegangen.

Soweit ich die Kölliker'sche Resorptionstheorie verstehe, stützt sie sich auf folgende Voraussetzungen:

1. Die Expansionsunfähigkeit der Knochen macht es nothwendig, eine Knochenresorption als einen unentbehrlichen Vorgang bei der Gestaltung der wachsenden Knochen anzunehmen.

2. Ein stattgefundener Substanzverlust hat eine Unebenheit der Knochenfläche (Howship'sche Grübchen) zur Folge.

---

1) Journal de l'anatomie et de la physiologie normale et pathologique de l'homme et des animaux. 1864. S. 92.

3. Das Knochengewebe wird durch die anliegenden histologischen Elemente (Myeloplaxen, „Ostoklasten") zerstört.

Nun kann man sich fragen, welcher unter den angeführten Sätzen für die Resorptionstheorie am wichtigsten ist?

Gelingt es Jemandem nachzuweisen, dass die vielkernigen Zellen (Myeloplaxen) keine Resorptionsorgane sind, so ist damit die Resorptionstheorie nichts weniger als erschüttert und Kölliker selbst ist bereit, die von ihm aufgedeckte und so viel besprochene Bedeutung der vielkernigen Zellen ins Gebiet der Hypothesen zu verweisen, indem er bei der Besprechung der Entstehung Howship'scher Lacunen durch eine Knochenauflösung sagt, „dass es ganz gleichgültig ist, ob man das Knochengewebe von den Ostoklasten zerstört werden lässt, oder den Zerfall desselben in irgend einer anderen Weise auffasst." Ein Nachweis von Ostoklasten ist also demjenigen der Knochenauflösung gar nicht gleichbedeutend, eine Knochenresorption kann möglicherweise ohne Ostoklasten durch noch unbekannte Agentien bewirkt werden. Man kann also ersehen, dass die wichtigste Thatsache, auf welche die ganze neue Schrift Kölliker's begründet ist, für die Resorptionstheorie nicht beweisend ist.

Widerlegt man die Bedeutung der Howship'schen Lacunen, so verliert die Resorptionstheorie an Gültigkeit gar nicht. Die Resorptionstheorie hat keineswegs von den Howship'schen Lacunen ihren Ursprung genommen, sie existirte schon, als weder von diesen Gebilden, noch von einfachen Rauhigkeiten der Knochenfläche die Rede war. Um nicht bis auf Hunter zurückzugehen, will ich daran erinnern, dass Kölliker (Gewebelehre 1867. S. 232), von einer Vergleichung verschieden alter Knochen ausgehend, keinen Anstand nahm, die Knochenresorption als einen für die Gestaltung der Knochen nothwendigen Vorgang zuzulassen, „obwohl das Nähere der fraglichen Aufsaugungen unbekannt ist". Es ist also klar, dass für die Feststellung der Resorptionstheorie „das Nähere" über die Art und Weise der Knochenauflösung nicht absolut nothwendig war; — das ist ein Detail, eine untergeordnete Frage; — die Grundlage der Resorptionstheorie ist eine ganz andere.

Es ist nun nicht schwierig zu begreifen, dass, wenn die Kölliker'schen Angaben widerlegt werden können, ohne die Resorptionstheorie selbst in Zweifel zu ziehen, dieselben nicht als Grundlage für diese Lehre dienen können. Mit dem oben Gesagten glaube ich ge-

zeigt zu haben, dass die Howship'schen Lacunen und Ostoklasten nur ein untergeordnetes Zubehör der Resorptionstheorie sind und dass die letztere nicht auf dem Vorkommen der genannten Gebilde, sondern auf der Annahme beruht, dass der Knochen einer Expansion unfähig ist. Wenn ich mich in meiner Arbeit gegen die Resorptionstheorie so entschieden ausgesprochen habe, so geschah es darum, weil ich Erscheinungen beobachtete, welche eine Expansion der Knochen beweisen und folglich die Annahme, von welcher die Resorptionstheorie ausgegangen ist, direct widerlegen.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen über die Knochenentwicklung sind folgende:

1. In der Methode der doppelten Tinction habe ich ein sicheres Mittel gefunden, den periostalen von dem endochondralen Knochen scharf abzugrenzen und bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium die beiden Knochenarten zu verfolgen. Damit ist eine Basis für die Topographie des wachsenden Knochens gewonnen.

2. Die innerste und zugleich auch längste Schicht des periostalen Knochens, welche ich perichondrale Grundschicht genannt habe, lässt sich von ihrer Entstehung an bis in die spätesten Stadien des embryonalen Lebens verfolgen.

3. Der endochondrale Knochen wird durch die endochondrale Grenzlinie von dem perichondralen getrennt; diese Linie spielt in der Topographie des wachsenden Knochens eine wichtige Rolle, da sie eine Verfolgung der perichondralen und der endochondralen Grundschicht und eine Bestimmung des Durchmessers des endochondralen Knochens möglich macht.

4. Bei der Erweiterung des Tubus medullaris erlaubt die endochondrale Grenzlinie zu beobachten, dass die perichondrale sowie die endochondrale Grundschicht keineswegs zerstört, sondern mächtiger werden, während die endochondrale Grenzlinie, welche die genannten Schichten trennt, fortexistirt und einen Kreis eines grösseren Radius darstellt.

5. Nicht nur die peri- und endochondrale Grundschicht wie die endochondrale Grenzlinie, sondern auch die periostalen, secundären Schichten und die endochondralen Uebergangs- und secundären Knochenbalken lassen sich in allen Stadien des embryonalen Lebens als bleibende Gebilde verfolgen und, wenn in einem gewissen Entwicklungsstadium die Knorpelreste und die endochondrale Grenzlinie in der Mitte der Diaphyse schwinden und die Ver-

folgung der Knochenschichten unmöglich machen, so kann man die betreffenden Gebilde in einiger Entfernung von der Mitte der Diaphyse studiren.

Verfolgt man die endochondralen Knochenbalken eines und desselben embryonalen Röhrenknochens an Längs- und successiven Querschnitten, so beobachtet man die wichtige, bis jetzt unbeachtete Thatsache, dass mit der successiven Erweiterung der Markräume von den Ossificationsrändern gegen die Mitte der Diaphyse die endochondralen Knochenbalken mächtiger werden (Fig. 9). Da aus der Entwicklungsgeschichte der Knochen sich ergiebt, dass alle endochondralen Knochenbalken in einer gegebenen Höhe zu gleicher Zeit entstehen und desto älter sind, je näher dieselben dem mittleren Theil der Diaphyse liegen, so folgt hieraus, dass die endochondralen Knochenbalken desto dicker werden, je älter sie sind.

Vergleicht man die Querschnitte des endochondralen Knochens in verschiedenen Höhen eines und desselben embryonalen Knochens, so findet man, dass ihr Durchmesser von den Ossificationsrändern bis in die Mitte der Diaphyse successiv abnimmt, wobei die sich verdickenden endochondralen Knochenbalken spärlicher werden, so dass trotz dieser Dickenzunahme der endochondralen Knochenbalken die Gesammtmasse des endochondralen Knochens gegen die Mitte der Diaphyse sich vermindert und in der Mitte der Diaphyse in Gestalt eines Halbmondes (Fig. 7 u. 8 b) sich darstellt, oder ganz und gar fehlt. Der betreffende endochondrale Halbmond ist unter allen endochondralen Balken am dicksten, da er der älteste ist.

Diese successive Verdickung der endochondralen Knochenbalken mit der gleichzeitigen Verminderung des Durchmessers des ganzen endochondralen Knochens von dem Ossificationsrand bis in die Mitte der Diaphyse und das Fehlen des endochondralen Knochens ganz in der Mitte der Diaphyse findet in der Entwicklungsgeschichte der Knochen ihre Erklärung. Indem ich für das Detail der Knochenentwicklung auf meine grössere Arbeit verweise, will ich jetzt die eben besprochenen Verhältnisse durch Messungen veranschaulichen.

Die vorliegenden drei Tabellen zeigen die maximale, minimale und mittlere Dicke der endochondralen Knochenbalken von der Ossificationslinie an bis zu dem endochondralen Halbmond an drei

Metacarpusknochen von Schafembryonen aus verschiedenen Stadien des embryonalen Lebens. Die Messungen sind an successiven Querschnitten angestellt, wobei der erste Schnitt in der Höhe der Ossificationslinie, der letzte in derjenigen des Halbmondes geführt und die übrigen in möglichst gleichen Entfernungen von einander aus dem intermediären Knochentheil entnommen sind. Die endochondrale Grundschicht ist besonders gemessen und an jedem Präparat ist nur der grösste und kleinste Durchmesser bestimmt.

Tabelle I. Metacarpus 16 mm. Länge.

Nr.	Zahl der Messungen.	Dicke der endochondralen Uebergangs- und secundären Balken in Mm.			Dicke der endochondr. Grundschicht.	
		Maximale.	Minimale.	Mittlere.	Maximale.	Minimale.
1	100	0,0120	0,0060	0,0084	0	0
2	100	0,0180	0,0060	0,0111	0	0
3	20	0,0504	0,0228	0,0347	0,0171	0
4	20	0,0627	0,0228	0,0416	0,0342	0
5	10	0,0798	0,0454	0,0522	0,0342	0,0114
6	3	0,0798	0,0570	0,0627	0,0570	0,0285
7	1	Endochondraler Halbmond =			0,1362	0

Tabelle II. Metacarpus 28 mm. Länge.

Nr.	Zahl der Messungen.	Dicke der endochondralen Uebergangs- und secundären Balken in Mm.			Dicke der endochondr. Grundschicht.	
		Maximale.	Minimale.	Mittlere.	Maximale.	Minimale.
1	100	0,0120	0,0060	0,0105	0	0
2	100	0,0150	0,0120	0,0135	0	0
3	100	0,0390	0,0120	0,0249	0,0114	0
4	50	0,0480	0,0210	0,0387	0,0171	0
5	20	0,0798	0,0399	0,0627	0,0342	0,0114
6	20	0,1140	0,0454	0,0912	0,0684	0,0114
7	10	0,1539	0,0506	0,0969	0,0798	0,0221
8	5	0,1767	0,0570	0,1425	0,1594	0,0342
9	1	Endochondraler Halbmond =			0,2451	0

Tabelle III. Metacarpus 40 mm. Länge.

Nr.	Zahl der Messungen.	Dicke der endochondralen Uebergangs- und secundären Balken in Mm.			Dicke der endochondr. Grundschicht.	
		Maximale.	Minimale.	Mittlere.	Maximale.	Minimale.
1	100	0,0150	0,0060	0,0117	0	0
2	100	0,0270	0,0150	0,0195	0	0
3	50	0,0955	0,0228	0,0454	0,0228	0
4	50	0,1140	0,0504	0,0718	0,0627	0
5	20	0,1254	0,0570	0,0929	0,0855	0,0228
6	20	0,1482	0,0684	0,1029	0,1024	0,0342
7	5	0,1482	0,0684	0,1085	0,1425	0,0342
8	2	0,1482	0,0855	0,1168	0,1881	0
9	1	Endochondraler Halbmond =			0,2850	0

Vergleicht man die drei Tabellen mit einander, so findet man, dass, abgesehen von der successiven Verdickung der Knochenbalken von den Ossificationsrändern bis zu der Mitte der Diaphyse, der endochondrale Halbmond desto dicker wird, je älter der Knochen ist. Was die endochondrale Grundschicht betrifft, so weist die Bezeichnung 0 an den ersten Schnitten darauf hin, dass in der Höhe der Ossificationslinie noch keine endochondrale Grundschicht existirt und erst später bei der fortwährenden Verlängerung des Knochens durch die Verschiebung der endochondralen Knochenbalken an den betreffenden Stellen gebildet wird. Der endochondrale Halbmond wird dadurch bedingt, dass bei der ersten Entstehung des endochondralen Knochengewebes die Knochenbildung nicht genau an allen Punkten der betreffenden Querebene des primordialen Markraumes stattfindet. Es folgt hieraus, dass auch in späteren Entwicklungsstadien nicht alle Theile des endochondralen Knochens an der Spitze des endochondralen Trichters genau in derselben Höhe liegen und dass man an den durch die Mitte der Diaphyse geführten Querschnitten solche Stellen trifft, an denen die endochondrale Grundschicht keinen vollständigen Ring bildet und in Form eines Halbmondes erscheint. Diese Verhältnisse kann man an Quer- und Längsschnitten leicht controliren und die Entstehung des Halbmondes im Beginn der endochondralen Knochenbildung von dem primordialen Markraume aus beobachten.

Führt man durch die dem Halbmonde entsprechende Stelle einen Längsschnitt, so sieht man mitunter den endochondralen Knochen gegen die Mitte der Diaphyse nicht stumpf, sondern etwas

zugespitzt endigen und führt man durch die dem *dünnsten* Theile der Spitze entsprechende Stelle einen *Querschnitt*, so kann man einen sehr dünnen Halbmond erhalten, aber man darf nicht sogleich schliessen, dass der schmale Halbmond durch eine Auflösung des dickeren entstanden ist.

Ich würde von diesem Detail gar nicht sprechen, wenn nicht *Kölliker* aus dem in der Ulna eines Rindsembryo von ihm beobachteten Halbmonde von endochondralem Knochen einen Beweis für die Knochenresorption gesehen hätte.

Untersucht man den *nämlichen* Knochen in *verschiedenen* Entwickelungsstadien, aber zu einer Zeit, wo die endochondrale Grenzlinie noch nicht verschwunden ist und eine sichere Orientirung erlaubt, so findet man, dass *der Durchmesser sowohl, wie die Gesammtmasse des endochondralen Knochens an den entsprechenden Stellen desto bedeutender sind, je älter der zu untersuchende Knochen ist.*

Die abgebildeten drei Querschnitte (Fig. 1, 2 u. 3) stammen aus der Mitte der Diaphyse des Femur von verschieden alten Schafembryonen. Vergleicht man die Präparate mit einander, so kann man sich überzeugen, dass der Querdurchmesser der von der periostalen Grundschicht gebildeten Röhre mit der Alterszunahme des Knochens sich vergrössert. Der Querschnitt Fig. 1 stammt aus einem 6 mm. langen Femur. In diesem Stadium ist noch *kein* endochondraler Knochen gebildet, die Diaphysenröhre ist noch mit den Resten des verkalkten Knorpels (b) gefüllt, welcher wegen der Bildung des primordialen Markraumes (c) in Zerstörung begriffen ist. Es beträgt

Der grösste Durchmesser des ganzen Knochens (Fig. 1)	= 1,320	mm.
Der kleinste » » » »	= 0,968	»
Der grösste Durchmesser des verkalkten Knorpels	= 0,572	»
Der kleinste » » » »	= 0,440	»
Fig. 2. Femur 12 mm. Länge.		
Der grösste Durchmesser des Querschnittes	= 1,45	»
Der kleinste » » »	= 1,144	»
Der grösste Durchmesser des endochondralen Knochens	= 0,660	»
Der kleinste » » » »	= 0,616	»
Fig. 3. Femur 27 mm. Länge.		
Der grösste Durchmesser des Querschnittes	= 2,552	»
Der kleinste » » »	= 2,420	»
Der grösste Durchmesser des endochondralen Knochens	= 1,124	»
Der kleinste » » » »	= 1,100	»

Der mittlere Durchmesser des durch die periostale Grundschicht gebildeten Ringes ist in diesen drei Präparaten folgender:

Fig. 1.	Fig. 2.	Fig. 3.
0,506 mm.	0,638 mm.	1,112 mm.

Fig. 4 u. 5 zeigen den endochondralen Knochen bei stärkerer Vergrösserung. Eine einfache Betrachtung genügt, um zu sehen, dass die Gesammtmasse des älteren Knochens viel bedeutender, als die des jüngeren ist. Zeichnet man diese Bilder mit Camera lucida auf ein in gleich grosse Felder getheiltes Papier, so kann man die Verhältnisse noch besser beurtheilen. Das endochondrale Knochengewebe des jüngeren Knochens, mit Syst. 2 von Hartnack gezeichnet, nimmt 680, dasjenige des älteren Knochens 1280 Quadratmillimeter ein. Man sieht, dass die endochondrale Grundschicht (b) an der Spitze des endochondralen Trichters keinen vollständigen Ring bildet; führt man einen Schnitt weiter oben, so findet man wieder einen vollständigen Ring, weiter unten erhält man den endochondralen Halbmond.

An Längsschnitten der symmetrischen Knochen kann man sich überzeugen, dass die perichondrale Grundschicht ganz intact von den epiphysären Knorpeln bis in die Mitte der Diaphyse sich fortsetzt und durch die endochondrale Grenzlinie von dem endochondralen Knochen getrennt ist.

Die Vergrösserung des Durchmessers des endochondralen Knochens mit der gleichzeitigen Persistenz der endochondralen Grenzlinie und der durch die letztere getrennten Knochenchichten erkläre ich durch eine Expansion der ganzen Diaphysenröhre. Die Zunahme der Gesammtmasse des endochondralen Knochens ist ein genügender Beweis dafür, dass der letztere nicht zerstört wird.

Ausser diesen verhältnissmässig groben Erscheinungen, welche die Expansion der embryonalen Knochen ausser Zweifel setzen, wurde von mir das interstitielle Knochenwachsthum durch den Nachweis der Theilung von Knochenkörperchen und der Zunahme der Zwischensubstanz bestätigt.

Abgesehen von diesen Thatsachen, habe ich noch darauf aufmerksam gemacht, dass die Havers'schen Kanäle mit dem Alter der Embryonen enger, dass die Knochenbalken, an welchen Kölliker Howship'sche Lacunen und Ostoklasten gesehen hat, je älter desto mächtiger werden, dass an den Stellen, an welchen nach der Resorptionstheorie ein lebhafter Auflösungsprocess vor sich gehen

soll, constant eine Knochenbildung stattfindet und dass die aus der mikroskopischen Betrachtung der Krappknochen gezogenen Schlussfolgerungen unbrauchbar sind.

Betrachtet man nun die in den oben besprochenen fünf Punkten von Kölliker angeführten Ergebnisse, mit welchen er meine Beobachtungen widerlegen will, so kann man leicht ersehen, dass ich die betreffenden Punkte bei meinen Untersuchungen wohl ins Auge gefasst habe. Das Bestreben Kölliker's, meine Beobachtungen zu entkräften, scheint mir von vorn herein dadurch ganz verunglückt zu sein, dass er dieselben mit den Angaben widerlegen will, welche ich unrichtig gefunden habe.

II. Endochondraler Knochen.

Wenden wir uns jetzt zu den Thatsachen, welche nach Kölliker die Zerstörung des endochondralen Knochens und zu gleicher Zeit eine vollständige Grundlosigkeit meiner Beobachtungen beweisen. Er sagt: „Verfolgt man einen beliebigen Röhrenknochen des Menschen oder von Säugern bei verschieden alten Embryonen an successiven Querschnitten vom Ossificationsrande der Diaphyse bis zur Mitte, so ergibt sich erstens bei jedem Knochen ein Zeitpunkt, in welchem die Gesammtmasse des endochondralen Knochens — ungeachtet der Dickenzunahme, die dessen Lagen erleiden — vom Ende gegen die Mitte immer mehr abnimmt, während zugleich die Markräume je länger je mehr an Grösse gewinnen." (S. 3.)

Die Thatsache ist ganz richtig. Abgesehen davon, dass Kölliker nicht erklären will, wie eine successive Verdickung der endochondralen Knochenbalken mit deren Zerstörung sich vereinigen kann, macht er genau denselben Fehler, welchen schon Hassall gemacht hat. Er verfolgt nämlich die successiven Querschnitte eines und desselben Knochens, findet, dass in der Mitte der Diaphyse viel weniger endochondraler Knochen, als gegen die Gelenkenden vorhanden ist und schliesst, dass der endochondrale Knochen zu Grunde geht.

Das von Kölliker beobachtete Bild findet in der Entwickelungsgeschichte der Knochen seine Erklärung: Der in der Mitte der Diaphyse befindliche endochondrale Knochen ist zur Zeit entstanden, wo an der betreffenden Stelle die Ossificationslinie sich fand; zur Zeit also, wo der endochondrale Knochen nur in Bildung be-

griffen, wo der ganze Knochen sehr klein war und der Durchmesser des endochondralen Gebiets nicht mehr als derjenige des primordialen Markraumes betrug. Die Gesammtmasse des endochondralen Knochens, welche im Beginn der endochondralen Knochenbildung entsteht und später die mittlere Partie der Diaphyse einnimmt, ist sehr unbedeutend und dem Diameter des primordialen Markraumes entsprechend; mit dem fortwährenden Knochenwachsthum wird die Anzahl der Granulationsräume durch das Wachsthum des Knorpels und durch die Einschiebung neuer Knorpelzellensäulen zwischen die schon vorhandenen (d. h. durch die Verwandlung der Knorpelzellensäulen des zweiten in diejenigen des ersten Systems) successiv vergrössert (s. meine Arbeit S. 14), wodurch der Durchmesser des endochondralen Knochens mit der fortwährenden Verlängerung des Knochens beständig in der Richtung gegen die Ossificationslinie zunimmt. Vergleicht man jetzt die successiven Querschnitte des betreffenden Knochens mit einander, so findet man gerade dasselbe Bild, welches Kölliker gesehen hat. Will Kölliker den betreffenden Gegenstand genauer verfolgen, so wird er sich selbst überzeugen, dass das von ihm Gesagte keineswegs die Zerstörung des endochondralen Knochens beweist.

Weiter sagt Kölliker: „In anderen Knochen schwindet in einem gewissen Alter das endochondrale Gewebe im Innern ganz und gar und ist es gar nicht schwer, das allmähliche Vergehen dieses Knochens zu verfolgen, da derselbe immer durch eine scharfe von Strelzoff und mir[1]) beschriebene Linie von der periostalen Knochenrinde getrennt ist und auch stets noch leicht nachweisbare Knorpelreste enthält. Dieses Schwinden der Knorpelreste und des endochondralen Knochens bei der Bildung der Markhöhle und der Markräume betrachte ich als eine der gesichertsten Thatsachen der Osteogenese und werden, da Str. dasselbe beharrlich leugnet, Andere zwischen uns zu entscheiden haben.“ (l. c. S. 3.)

Aus dem Gesagten schliesse ich, dass Kölliker den Schwund der endochondralen Grenzlinie und der Knorpelreste eben so wenig

---

1) In seiner Abhandlung über die normale Resorption des Knochengewebes spricht Kölliker von der betreffenden Linie, ohne zu erwähnen, dass in meiner früheren Mittheilung (Centralblatt 1873. Nr. 18), welche er kennt und aus anderen Gründen citirt, diese Linie von mir beschrieben und als endochondrale Grenzlinie bezeichnet worden ist.

verfolgt hat, wie das Schicksal des endochondralen Knochens. Die endochondrale Grenzlinie schwindet gar nicht dadurch, dass die durch dieselbe getrennten Knochenschichten zu Grunde gehen, sondern dadurch, dass die endochondrale und perichondrale Grundschicht mit einander verschmelzen. Die Verschmelzung der beiden Knochenschichten lässt sich in allen Stadien dieses Processes verfolgen und findet nicht an allen Punkten der endochondralen Grenzlinie, sondern stellenweise Statt, so dass einige Segmente dieser Linie übrig bleiben. Manchmal schwindet die endochondrale Grenzlinie in ihrer ganzen Ausdehnung viel früher, als die Knorpelreste der endochondralen Grundschicht. An einem solchen Präparat sieht man, dass der Tubus medullaris von einem Ring des endochondralen Knochens (endochondrale Grundschicht) umgeben ist und dass zwischen dem periostalen und endochondralen Knochen keine Grenze mehr existirt: die endochondrale Grenzlinie ist durch die Verschmelzung der beiden Knochen verloren gegangen.

Was die verkalkten Knorpelreste betrifft, so muss ich besonders hervorheben, dass, wenn man in der Mitte der Diaphyse keine Knorpelreste findet, dies noch nicht den Untergang des endochondralen Knochens beweist. Erstens kann man als eine allgemeine Regel gelten lassen, dass in der Mitte der Diaphyse kein endochondraler Knochen existirt. Diese Stelle entspricht dem primordialen Markraume, in welchem auf eine gewisse Strecke kein Knochen gebildet wird. Zweitens wird der endochondrale Knochen in einem gewissen Entwicklungsstadium dadurch unkennbar, dass die Knorpelreste schwinden, während der endochondrale Knochen selbst sich erhält. Das Schwinden der genannten Gebilde beginnt an der Stelle, an welcher der Knochen am ältesten ist, d. h. in der Mitte der Diaphyse. Findet man in der Mitte der Diaphyse keine Knorpelreste mehr und ist die endochondrale Grenzlinie auch verschwunden, so empfehle ich, bevor man daraus auf die Auflösung des endochondralen Knochens schliesst, an den Längsschnitten des betreffenden Knochens sich zu orientiren.

Als Kölliker in den Metacarpusknochen menschlicher Embryonen von 6 Monaten keine Knorpelreste in der Mitte der Diaphyse fand, so war für ihn „kein Zweifel möglich“, dass der ganze endochondrale Knochen an der betreffenden Stelle geschwunden ist.

Ein grober Beweis dafür, dass die Knorpelreste nicht durch eine Zerstörung des endochondralen Knochens verloren gehen, ist

der Umstand, dass dieselben manchmal früher als die endochondrale Grenzlinie schwinden, deren Vorhandensein die Natur der zwischen ihr und dem Tubus medullaris liegenden Knochenschicht verräth, welche keine Knorpelreste mehr enthält (endochondrale Grundschicht). In Beziehung auf die elementaren Vorgänge, welche den Schwund der Knorpelreste begleiten und welche an und für sich das interstitielle Knochenwachsthum beweisen, verweise ich auf meine Arbeit S. 35.

Nachdem ich gesehen habe, dass die periostale und endochondrale Grundschicht, sowie die dieselben trennende endochondrale Grenzlinie bei der fortwährenden Erweiterung des Tubus medullaris persistiren, war meine Aufmerksamkeit auf die übrigen Knochenbalken gerichtet. Aus einer Vergleichung der Quer- und Längsschnitte an den entsprechenden Stellen verschieden alter embryonaler Knochen hat sich ergeben, dass mit der successiven Erweiterung des Tubus medullaris die endochondralen Knochenbalken gegen die periostale Grundschicht verschoben werden und endlich mit derselben verschmelzen.

Eine genaue Prüfung der von mir beschriebenen Verhältnisse lehrt, sagt Kölliker (S. 4), dass die Vorgänge beim Schwinden des endochondralen Kernes unmöglich in dieser Weise ablaufen können. Die von ihm geführten Beweise sind folgende:

a) „Einmal zeigt eine Verfolgung der periostalen Knochenrinde von den Gelenkenden gegen die Mitte zu, dass dieselbe (perichondrale Grundschicht, Vrf.) überall durch eine scharfe Linie (endochondrale Grenzlinie, Vrf.) gegen den endochondralen Kern (endochondrale Grundschicht, Vrf.) sich abgrenzt, welche Grenzlinie bis in die Mitte des betreffenden Knochens zu verfolgen ist, so dass es als eine ganz sichere Thatsache betrachtet werden kann, dass in der ganzen Länge des Knochens nichts Fremdes zu der periostalen Knochenrinde hinzukommt."

Kurz gesagt, hat Kölliker folgende sehr wichtige Thatsachen gesehen: die perichondrale Grundschicht ist von der endochondralen durch die endochondrale Grenzlinie getrennt und alle diese Gebilde lassen sich in der Länge des ganzen Knochens verfolgen.

Meine Untersuchungen über die Knochenbildung haben mich zu dem Versuch geführt, eine Topographie des wachsenden Knochens zu begründen. Es ist selbstverständlich, dass die Reali-

sirung dieses Gedankens nur dadurch möglich geworden ist, dass die verschiedenen Knochenschichten sich verfolgen lassen. Aus meiner früheren Arbeit und selbst aus dieser kleinen Schrift kann der unbefangene Leser ersehen, dass ohne eine genaue Bezeichnung der die Knochenarchitectur zusammensetzenden Gebilde eine Discussion der uns jetzt beschäftigenden Frage kaum möglich ist. Das eben angeführte Kölliker'sche Citat ist für mich dadurch interessant, dass es die von mir entworfene Topographie der embryonalen Knochen bestätigt. Wenn Kölliker die von mir eingeführte Terminologie aufs Sorgfältigste vermeidet, so hat er von seinem Gesichtspunkte aus Recht, weil mit der Topographie des wachsenden Knochens die Resorptionstheorie selbst mit ihren Resorptionsflächen, Lacunen und Ostoklasten zu Grunde geht. Wenn man aber die citirte Stelle aufmerksam ansieht, so kann man zwischen den Zeilen lesen, dass die wichtigsten Elemente, welche die Knochenarchitectur zusammensetzen, in dem betreffenden Citate mit verschiedenen Umschreibungen genannt sind. Will Kölliker mit der Bestätigung meiner Angaben über die Knochentopographie die Thatsache widerlegen, dass die Knochenbalken bleibende Gebilde sind?

b) „Zweitens sind bei so jungen Knochen", sagt Kölliker, „im endochondralen Knochengewebe überall noch die Reste der früheren Knorpelsubstanz in ganz guter Entwicklung vorhanden und namentlich durch Hämatoxylin leicht kennbar und hat man es daher in seiner Gewalt, den kleinsten Rest solchen Knochens zu erkennen." (S. 4.)

Die Thatsache ist ganz richtig, nur kann ich nicht begreifen, was Kölliker damit widerlegen will? Er hat nur so viel gesagt, dass das endochondrale Knochengewebe junger embryonaler Knochen noch überall Knorpelreste enthält, worin ich mit ihm ganz einverstanden bin., Ich will noch hinzufügen, dass dem immer so ist, da ein vollständiger Schwund der Knorpelreste nur an den Knochenbalken stattfindet, welche mit der periostalen Rinde verschmolzen sind (endochondrale Grundschicht), — die endochondralen, secundären und Uebergangsbalken enthalten immer Knorpelreste.

Seine Betrachtungen schliesst Kölliker folgender Weise: „Bei dieser Lage der Dinge ist klar, dass, wenn einmal mit Sicherheit sich ergiebt, dass die Masse des endochondralen Knochens von den Gelenkenden gegen die Mitte der betreffenden Knochen so abnimmt,

dass schliesslich nur kleine Reste desselben übrig bleiben, diese Abnahme durch eine Resorption dieses Knochens zu Stande kommen kann." (S. 4.)

Solchen Einwänden gegenüber verweise ich auf meine Arbeit, welche Kölliker über den Schwund der Knorpelreste ebenso wie über die Ursachen, welche die betreffende Vertheilung des endochondralen Knochengewebes bedingen, orientirt haben wird. Um zu sehen, dass der endochondrale Knochen mit dem periostalen verschmilzt und endlich in die periostale Rinde übergeht, empfehle ich Kölliker ein sehr leichtes und am wenigsten complicirtes Untersuchungsobject, nämlich den von ihm schon gesehenen und von mir in dieser Schrift besprochenen endochondralen Halbmond. Bei seiner Entstehung und in sehr jungen Knochen liegt dieses Gebilde im Tubus medullaris, d. h. im Gebiet des endochondralen Knochens (Fig. 6. b., Fig. 7. b.), so dass sein convexer Rand (c) ein Segment des Kreises bildet, der den Contour des Tubus medullaris darstellt. In späteren Entwicklungsstadien liegt der verdickte endochondrale Halbmond jenseits des Tubus medullaris (Fig. 6. B., Fig. 8. b.), so dass sein concaver Rand das betreffende Segment bildet. Er findet sich jetzt im Gebiet des periostalen Knochens (Fig. 8. a.), wo manchmal dieses Gebilde an der betreffenden Stelle die ganze Dicke der Knochenwand ausmacht. In den intermediären Entwicklungsperioden kann man alle Stadien dieser Verschiebung beobachten und sich überzeugen, dass die Knochentheilchen während der Expansion der Knochen eine Ortsveränderung erfahren, abgesehen davon, dass der endochondrale Halbmond zur periostalen Rinde wird. Schwindet nun die endochondrale Grenzlinie (Fig. 8. c.) und gehen die in dem Halbmonde enthaltenen Knorpelreste ebenfalls zu Grunde, so sind keine Spuren von endochondralem Knochen mehr nachzuweisen. In der Höhe der Ossificationslinie existirt keine endochondrale Grundschicht; — die dünne periostale Grundlamelle grenzt daselbst unmittelbar an die Markräume des endochondralen Knochens und die endochondrale Grundschicht kommt nur an den älteren Abschnitten des Knochens zur Ausbildung. Woher die weiter untenliegende endochondrale Grundschicht stammt, welche sich successiv verdickt und in der Form eines Halbmondes in der Mitte der Diaphyse erscheint, hat Kölliker nicht erklärt.

Endlich führt Kölliker als schlagendsten Beweis der Zerstö-

rung des endochondralen Knochens an, dass die sich successiv verdickenden endochondralen Knochenbalken Ostoklasten und Howship'sche Grübchen in grosser Zahl besitzen.

So weit gehen die Angaben von Kölliker, welche nach ihm meine Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte des endochondralen Knochens widerlegen. Resumiren wir die von Kölliker angeführten Thatsachen, welche die Zerstörung des endochondralen Knochens beweisen, so sind sie folgende:

1. Eine viel geringere Menge oder ein vollständiges Fehlen des endochondralen Knochens in der Mitte der Diaphyse und eine Verminderung der Gesammtmasse des endochondralen Knochengewebes von den Ossificationsrändern gegen die Mitte der Diaphyse.

2. Nachweis der Howship'schen Grübchen und Ostoklasten in denselben.

Was den ersteren Satz betrifft, so glaube ich schon genug darüber gesprochen zu haben, den zweiten anlangend, so muss ich auch jetzt, wie früher, als einen Beweis dagegen anführen, dass die mit den Kölliker'schen Lacunen und Ostoklasten versehenen endochondralen Knochenbalken bei der fortwährenden Knochenentwicklung mächtiger werden, anstatt sich zu verdünnen oder zu schwinden.

III. Perichondraler Knochen.

Ich habe darauf aufmerksam gemacht (s. meine Arbeit S. 76), dass das periostale Knochengewebe nicht an allen Punkten der wachsenden Knochen gleichmässig abgelagert wird, sondern an manchen Stellen die periostale Rinde fehlt und der endochondral entstandene Knochen unmittelbar an das Periost grenzt; — solche Stellen habe ich aplastische Flächen genannt.

Im Gegensatz zu meinen Angaben behauptet nun Kölliker, „dass bis anhin keine Gegenden an Knochen bekannt sind, an denen während der Entwicklung der endochondrale Knochenkern bloss liegt, ausgenommen diejenigen, an denen die periostale Rinde durch Resorption verzehrt wurde.“ Dabei macht er mir den Vorwurf, ich hätte eine genaue Vergleichung verschiedener Entwicklungsstadien unterlassen, denn ich würde dann die vollständige „Grundlosigkeit“ meiner Annahme gefunden haben, da meine aplastischen Flächen in früheren Entwicklungsstadien mit der periostalen Rinde bedeckt seien.

Was diesen Satz betrifft, so kann er kaum ernstlich gemeint sein. Dass ich die allerfrühesten Stadien der Knochenentwicklung, welche bis jetzt noch nicht genau beschrieben worden sind, untersucht habe, davon kann man aus den ersten Blättern meiner Arbeit sich überzeugen, wo ich über die Bildung des primordialen Markraumes und Entstehung der periostalen Grundschicht spreche. Wenn ich die periostale Grundschicht von ihrer ersten Bildung bis in die späteren Stadien des embryonalen Lebens verfolgt und dieselbe als ein bleibendes Gebilde beschrieben habe, so ist es schwierig anzunehmen, dass von mir eine genaue Verfolgung gerade der Schicht vernachlässigt wurde, welche mir als Basis für die Begründung der Knochentopographie und der Expansionstheorie diente.

Es fragt sich nun, worin der Fehler liegt? Kölliker hat den 19 mm. langen Radius eines 13,8 Cm. langen Rindsembryo untersucht und am dritten Viertheile von oben gerechnet meine aplastische Fläche gefunden [1]. Um die Richtigkeit meiner Angaben zu controliren, hat er den 10,3 mm. langen Radius eines Rindsembryo von 8,4 Cm. Länge in successive Querschnitte zerlegt und gefunden, dass der Radius überall von den Ossificationsrändern an bis zur Mitte eine periostale Knochenrinde besitzt. Kölliker sagt: „Wären die der Beinhautlagen entbehrenden Stellen der Vorderarmknochen des Embryo von 13,8 Cm. wirklich aplastische Stellen, wie Str. meint, so müssten dieselben auch an jüngeren Knochen zu finden sein, es zeigt jedoch die Untersuchung dieser gerade das Gegentheil.“ (S. 9.)

Das ist die schlagendste und (abgesehen von den Howship'schen Lacunen und Ostoklasten) die einzige Thatsache, mit welcher Kölliker meine Ergebnisse über die aplastischen Flächen widerlegen will.

Die von Kölliker an den Vorderarmknochen beobachtete Thatsache mag ganz richtig sein, die Erklärung derselben und die von ihm gezogenen Schlussfolgerungen sind jedoch irrthümlich. Untersucht man die Röhrenknochen in verschiedenen Stadien ihrer

1) Kölliker behauptet, dass der von mir abgebildete Querschnitt (l. c. Taf. II. Fig. 8) nicht von dem oberen, sondern von dem unteren Ende des Radius stammt. Man kann also an eine Verwechslung denken. Ich habe noch keine Gelegenheit gehabt, den von Kölliker mir zugeschriebenen Fehler zu controliren, da aber dieser Umstand für die uns jetzt beschäftigende Frage ohne Bedeutung ist, so lasse ich zur Zeit denselben unerörtert.

Entwicklung, so sieht man, dass zur Zeit der Entstehung des primordialen Markraumes, wo noch keine endochondrale Knochenbildung stattfindet, die periostale Rinde schon vorhanden ist. Ich habe dieses Stadium abgebildet (l. c. Taf. I. Fig. 2) und folglich gesehen, dass der periostale Knochen in einer Periode, wo von den aplastischen Flächen noch keine Rede sein kann, die ganze Diaphyse umgiebt. Ich habe ausdrücklich Folgendes gesagt: „In diesem Stadium trifft man aber nie die geringsten Spuren von endochondral entstandenem Knochen. Die ganze, knöcherne Diaphyse besteht nur aus der, den primordialen Markraum umhüllenden, von der osteoplastischen Schicht des Perichondriums gelieferten, primitiven Knochenrinde" (l. c. S. 8). Bei dem fortwährenden Knochenwachsthum kommt ein Zeitpunkt vor, wo die periostale Rinde an gewissen Stellen der Länge nach zu wachsen aufhört oder sehr langsam wächst, während die Bildung des endochondralen Knochengewebes dem periostalen vorauseilt. Der schnell wachsende endochondrale Knochen wächst so aus dem ihn umgebenden periostalen Knochencylinder hervor und kommt an den Stellen mit dem Periost in unmittelbare Berührung, an welchen keine Knochenbildung von dieser Membran aus stattfindet. Diese nackte, aplastische Fläche bewahrt auch später relativ dieselbe Lage, weil je nachdem der endochondrale Knochen der Länge nach wächst, die gegen die Mitte der Diaphyse gerichtete Region der aplastischen Fläche mit dem periostalen Knochen bedeckt wird, indem dieser gegen die Epiphyse vorrückt.

Die von Kölliker an zwei verschieden alten Radiis beobachtete und als eine Neuigkeit beschriebene Thatsache hat schon mir dazu gedient, um das ungleichmässige Wachsthum des endochondralen und perichondralen Knochens nachzuweisen. Ich habe diese Verhältnisse von drei verschieden alten Scapulae abgebildet. Wenn Kölliker in einem sehr frühen Entwicklungsstadium dieses Knochens meine aplastische Fläche nicht gefunden hat, so kann das auch richtig sein, wenn er aber mit diesem Befund meine Angaben widerlegen will, so mag dies davon abhängen, dass er den betreffenden Gegenstand noch nicht genügend verfolgt hat.

In meiner Arbeit habe ich schon gesagt, dass die Erscheinungen bei der Bildung des primordialen Markraumes und der periostalen Grundschicht an platten Knochen mit denjenigen an cylindrischen Knochen identisch sind (l. c. S. 9). Der periostale Knochen der Scapula wird also früher, als der endochondrale gebildet

und in einem sehr frühen Entwicklungsstadium geht die periostale Rinde von dem Gelenk- bis zu dem basilaren Knorpel, gerade so, wie an Röhrenknochen, wobei man die periostale Grundschicht sehr gut verfolgen kann. Später kommt es zu einem Stadium, in welchem der endochondrale Knochen an dem basilaren Rande schneller, als die periostale Rinde wächst, wodurch der endochondrale Knochen in der Nähe des basilaren Ossificationsrandes zu Tage tritt. Je nachdem der Knochen weiter sich entwickelt, vergrössern sich die aplastischen Flächen wegen des raschen Wachsthums des endochondralen Knochens und werden zu gleicher Zeit mehr und mehr mit dem periostalen Knochen in der von mir beschriebenen Reihenfolge (l. c. Taf. IV. Fig. 17, 18 u. 19) bedeckt. Da die aplastischen Flächen bei der fortwährenden Verlängerung des Knochens nicht bis zum Ossificationsrande, sondern nur auf eine gewisse Strecke mit der periostalen Rinde bekleidet werden, so habe ich hieraus den Schluss auf das ungleichmässige Wachsthum der beiden Knochenarten gezogen. Bei der Besprechung des Radius habe ich schon gesagt: „Eine solche vollständige Aplasie einerseits und eine verhältnissmässig starke Entwicklung des Knochengewebes anderseits bedingt ein ungleichmässiges Wachsthum des Knochens, welches fast an allen Knochen in verschiedenem Grade zu beobachten ist und mit der Formveränderung und der Gestaltung des wachsenden Knochens in Zusammenhang steht (l. c. S. 75).

Das angeführte Schema (Fig. 11) zeigt, wie die Querschnitte der von mir abgebildeten Scapulae ungefähr geführt sind. Die durch die Querlinie (d) angedeuteten Höhen betrachte ich als ungefähr entsprechende Stellen. Untersucht man die Scapula *c* an der Stelle *d*, so findet man alle Fossae, welche an der Scapula *a* blossliegen, mit der dicken periostalen Rinde bedeckt. Untersucht man aber dieselbe Scapula (*c*) an der Stelle *e*, so erhält man gerade dasselbe Bild, wie an der Scapula *a* in der Höhe *d*. Mit diesen Abbildungen wollte ich zeigen, dass die dem Mitteltheile des Knochens zugewendete Region der entblössten endochondralen Fläche nach und nach mit der periostalen Rinde bedeckt wird, d. h. dass die Bildung des endochondralen Knochens in einem gewissen Entwicklungsstadium derjenigen der periostalen Rinde vorausgeht.

Alles, was Kölliker an den Scapulae gesehen hat, ist richtig, aber er hat auch hier meine Angaben missverstanden. Er hat mir zugeschrieben, dass ich die aplastischen Flächen an älteren

Scapulae (c) läugne, indem er sagt: „Somit fehlen entgegen Str. an älteren Scapulae die blossliegenden Partieen des endochondralen Knochens nicht, sondern es haben dieselben nur ihre Lage verändert und sind weiter gegen die Basis Scapula gerückt.“ (S. 12.)

Ich habe erstens noch keine Scapula ohne aplastische Flächen gesehen (das allerfrüheste Stadium ausgenommen) und weiss noch nicht, ob in späteren Entwicklungsstadien die ganze Scapula mit dem periostalen Knochen bedeckt wird. Zweitens, wenn Kölliker beobachtet hat, dass an älteren Scapulae die aplastischen Flächen „weiter gegen die Basis Scapulae gerückt sind“, so kann dies dadurch geschehen, dass dieselben mit der periostalen Rinde nach und nach bedeckt werden, indem der endochondrale Knochen fortwächst. Ich muss aber betonen, dass diese Verschiebung nur scheinbar ist; die relative Lage bleibt ungefähr dieselbe.

Einen Hauptirrthum hat Kölliker bei der Beurtheilung der aplastischen Flächen der langen Knochen begangen, wie eine Vergleichung zweier Frontalschnitte des Humerus verschieden alter Schafembryonen zeigt (Fig. 9 u. 10). An dem jüngeren Knochen (Fig. 10) reicht die periostale Rinde bis zum epiphysären Knorpel (a), an dem älteren aber liegt der endochondrale Knochen unter dem Caput Humeri an einer Seite bloss (Fig. 9, A). Vergleicht man die Kölliker'schen entsprechenden Stellen *a* (Fig. 10) und A (Fig. 9) an Längs- oder Querschnitten, so findet man an der Stelle A allerdings eine Lücke in der periostalen Rinde; dies beweist indess noch nicht, dass der früher an der Stelle *a* vorhanden gewesene Knochen verloren gegangen ist, da ja die für die Stelle *a* (Fig. 10) entsprechende Höhe keineswegs in A (Fig. 9), wie Kölliker glaubt, sondern weiter unten zu suchen ist. Berücksichtigt man dies, so kann man sich überzeugen, dass die Knochenrinde gar nicht verloren gegangen ist.

Um mich zu widerlegen, hebt Kölliker [1]) hervor, dass an Längsschnitten der Röhrenknochen die aplastischen Flächen nicht bis zum epiphysären Knorpel reichen, sondern immer in einiger Entfernung von demselben vorkommen und dass zwischen der aplastischen Fläche und dem Gelenkknorpel eine periostale Knochenlamelle sich findet, welche Kölliker „Endlamelle“ nennt. Er glaubt also, dass seine äusseren Resorptionsflächen (meine aplastischen Flächen)

1) Die normale Resorption des Knochengewebes. S. 39.

„niemals das allerletzte Ende der Diaphysen betreffen“. Die aplastische Fläche soll von allen Seiten mit dem periostalen Knochen umgeben sein. Diese Erscheinung deutet nach Kölliker auf einen Substanzverlust hin. Solche Bilder habe ich auch gesehen. Führt man aber einen Querschnitt in der Höhe der „Endlamelle“, so findet man, dass die periostale Rinde keinen vollständigen Ring bildet. Die von Kölliker gesehene Endlamelle wird nämlich dadurch bedingt, dass die aplastischen Flächen sehr oft etwas abgerundet sind; führt man nun einen Längsschnitt durch die Mitte dieser Flächen, so trifft man keine Endlamelle. Geht der Schnitt so durch die aplastische Fläche, dass er ein Segment von ihr trennt und den dieselbe bogenförmig umgebenden periostalen Knochen an zwei Stellen des Bogens der Länge nach schneidet, so erhält man zwei Segmente des Knochenbogens, von denen das obere, dem epiphysären Knorpel anliegende die Kölliker'sche Endlamelle darstellt und das untere mit der gegen die Mitte der Diaphyse sich fortsetzenden periostalen Rinde ein Continuum bildet.

Mit periostalem Knochen rings umgebene aplastische Flächen habe ich nicht beobachtet und, wenn so etwas vorkommt, so stellt sich die Frage, ob solche Bilder durch eine Zerstörung des perichondralen Knochens oder durch eine Knochenbildung am oberen Ende der aplastischen Fläche entstehen. Was aber die Behauptung Kölliker's betrifft, dass die entblössten endochondralen Flächen niemals das äusserste Ende der Diaphysen betreffen, so ist dieselbe — um die eigenen Worte meines verehrten Gegners zu gebrauchen — vollständig grundlos. Ich verweise ihn auf die Objecte, welche ihm am besten bekannt und von ihm abgebildet sind, nämlich auf das obere Ende der Tibia (Taf. VIII, Fig. 8, 9), obere Ende des Humerus (S. 68) und auf die von ihm so viel besprochene Scapula und bitte ihn, an den betreffenden Stellen seine „Endlamelle“ darzustellen.

Kölliker findet, ich hätte keine Beweise geführt, dass die mit dem Periost in Berührung kommenden endochondralen Flächen aplastische sind, indem er sagt: „Da ferner Str. mir vorwirft, ich sei den Beweis schuldig geblieben, dass an den betreffenden Flächen wirklich vorhandener Knochen zerstört worden sei, so hätte er doppelte Veranlassung gehabt, seine Behauptungen möglichst durch Thatsachen zu stützen, was jedoch nicht geschehen ist.“ (S. 6.)

Die einzige Thatsache, welche Kölliker angeführt hat, dass

die periostale Rinde an den betreffenden Stellen zu Grunde geht, ist der Nachweis der Howship'schen Lacunen und Ostoklasten an den endochondralen Knochenbalken (dritter Beitrag S. 12). Was meine Beweise betrifft, so habe ich dieselben aus der ganzen Entwicklungsgeschichte der Knochen entnommen und wenn Kölliker meine Angaben nicht stichhaltig findet, so wird er mir verzeihen, wenn seine Lacunen und Ostoklasten mich nicht ganz befriedigen. Meine Annahme, dass die betreffenden Stellen keine Resorptionsflächen sind, glaube ich durch folgende Thatsachen gestützt zu haben:

1. Aus der ganzen Entwicklungsgeschichte der Knochen ergiebt sich, dass die, die Architectur der embryonalen Knochen bildenden Elemente bleibende Gebilde sind, und dass die Knochengestaltung, abgesehen von der selbständigen Entwicklung der den einzelnen Knochen constituirenden Theile und von der ungleichmässigen Knochenablagerung, durch Expansion der Knochensubstanz bedingt wird, welche nach verschiedenen Richtungen verschieden intensiv vor sich geht. Für das Detail verweise ich auf meine Arbeit (l. c.). Ist meine Auffassung des Knochenwachsthums richtig, so kann von den Resorptionsflächen keine Rede mehr sein. Um sie als irrig zu erklären, muss man erst die von mir beobachteten Thatsachen Schritt für Schritt widerlegen und dann die „vollständige Grundlosigkeit" meiner Annahme beweisen. Dass dies noch nicht geschehen ist, kann man aus dem ersehen, was Kölliker bis jetzt gesagt hat.

2. Was die aplastischen Flächen selbst betrifft, so sieht man bei sorgfältigem Studium verschieden alter embryonaler Knochen Folgendes:

a) Die Ablagerung der periostalen Knochenschichten ist an manchen Knochen nicht an allen Punkten der Diaphyse gleichmässig. Als Folge dieser ungleichen Knochenablagerung geschieht es sehr oft, dass der endochondrale Knochen excentrisch liegt. Dass diese Lagerung nicht durch eine Wegnahme, sondern durch eine ungleichmässige Anbildung entstanden ist, davon kann man sich überzeugen, wenn man die entsprechenden Stellen des nämlichen Knochens aus verschiedenen Entwicklungsstadien mit einander vergleicht.

b) Diese excentrische Lage des endochondralen Knochens steht mit den aplastischen Flächen in Zusammenhang. Die letzteren liegen immer an der Seite des Knochens, an welcher der endochondrale

Knochen am nächsten der Knochenoberfläche sich findet, d. h. wo die Knochenablagerung sehr träge ist.

c) Verfolgt man junge embryonale Knochen an Längsschnitten, so findet man, dass die an der Seite der künftigen aplastischen Fläche liegende periostale Knochenwand mit der gleichzeitigen Entstehung der aplastischen Fläche an Dicke zunimmt (Fig. 9 u. 10.)

d) An Querschnitten sieht man, dass die periostalen Knochenbalken, welche die aplastische Fläche umgrenzen, keineswegs in Zerstörung, sondern in Wachsthum begriffen sind: sie sind mit Osteoblasten bedeckt und setzen sich in die von mir beschriebenen Zellenstränge fort.

e) Man kann nie an einem älteren Knochen die aplastische Fläche an einer Stelle finden, an welcher bei einem jüngeren Knochen die periostale Rinde vorhanden war. Die Behauptung Kölliker's beruht somit auf einer irrigen Auffassung der entsprechenden Stellen verschieden alter Knochen.

f) Kölliker, welcher behauptet, dass Resorptionsflächen mit der periostalen Rinde nach und nach bedeckt werden, hat die einfache Thatsache nicht ins Klare gebracht, wie eine Wegnahme und ein bald darauf folgender und an derselben Stelle stattfindender Ansatz die Knochen typisch gestaltet, ohne dieselben zu verunstalten. Da der Wachsthumsvorgang nach der Resorptionstheorie ein grob mechanischer ist, und gerade so, wie man bei der Gestaltung plastischer Bilder verfährt, geschehen soll, so kann man nicht verstehen, warum ein Ansatz an der Stelle für die Knochengestaltung nothwendig ist, an welcher aus denselben Gründen eine Schicht Knochensubstanz weggenommen wurde. Bei der Gestaltung plastischer Bilder würde ein solches Verfahren ad absurdum führen.

3. Es existiren solche Diaphysenenden, welche während des Wachsthums des Knochens nie eine entblösste endochondrale Fläche besitzen. Als Beispiel führe ich das von mir schon besprochene und abgebildete untere Ende des Humerus (l. c. Taf. III, Fig. 16) an. In allen Stadien des embryonalen Lebens umgiebt eine dünne periostale Knochenschicht das ganze untere Diaphysenende dieses Knochens. Berücksichtigt man die Configuration des unteren Gelenkendes des Humerus und betrachtet man das Wachsthum der Knochen und die typische Gestaltung derselben von dem Gesichtspunkte der Resorptionstheorie aus, so muss nicht nur die betreffende periostale Knochenschicht in einer grossen Ausdehnung, sondern auch

der endochondrale Knochen bis zu einer beträchtlichen Tiefe zu Grunde gehen, gerade so, wie dies Kölliker schematisch abgebildet hat (l. c. S. 68). Weist man durch eine directe Beobachtung nach, dass nicht nur der endochondrale Knochen keineswegs zu Grunde geht, sondern dass die dünne periostale Rinde fortexistirt und dass in beiden Fossae die Knochenbildung am reichlichsten ist, so genügt dies an und für sich, um die ganze Resorptionstheorie und folglich die Kölliker'schen Resorptionsflächen zu widerlegen. Ich wundere mich, dass Kölliker, welcher alle meine Fehler so sorgfältig corrigirte, die Fossae Humeri vergessen hat.

Bei dieser Gelegenheit will ich besonders hervorheben, dass das neue Kölliker'sche Schema über das Knochenwachsthum viel schlimmer, als das frühere ist. Es war schwierig, den früheren idealen Knochen (Gewebelehre S. 224) durch Untersuchungen zu controliren, was aber den von Kölliker abgebildeten Humerus betrifft, so kann ich bestimmt sagen, dass das Schema gar nicht den wirklichen Verhältnissen entspricht. Ich empfehle dem für diesen Gegentand sich interessirenden Leser, das untere Diaphysenende des betreffenden Knochens in verschiedenen Entwicklungsstadien zu untersuchen.

Noch einen kleinen Lapsus memoriae Kölliker's erlaube ich mir zu berichtigen. Auf Seite 5 seiner Erwiderung heisst es: „Diese letztere von mir aufgedeckte Thatsache (dass der endochondrale Knochen unmittelbar an die Beinhaut zu liegen kommt) gibt Str. zu, aber er behauptet, es habe an solchen Stellen niemals eine periostale Knochenlage bestanden und nennt solche Stellen aplastische. Kölliker hat wahrscheinlich vergessen, dass ihm die aplastischen Flächen noch unbekannt waren, als er am Neujahr 1873 das pathologische Institut in Zürich besuchte, wo ich die Ehre hatte, die druckfertigen Abbildungen jener Flächen ihm zu demonstriren und die Methode ihrer Darstellung mitzutheilen.

Die Thatsachen, welche nach Kölliker die Zerstörung des periostalen Knochens bewirken, sind also folgende:

1. Vorhandensein der periostalen Rinde an den Diaphysenenden jüngerer Knochen und zwar an den Stellen, welche er irrthümlich für die entsprechenden Höhen hält.

2. Nachweis der Howship'schen Lacunen und Ostoklasten in denselben.

Werfen wir jetzt einen Rückblick auf die factische Seite der von Kölliker gelieferten Angaben, so stimmen die Bilder, welche

er an doppelttingirten Präparaten gesehen hat, mit denjenigen, welche ich beobachtete, vollständig überein. Wenn Kölliker sagt, dass unsere Arbeiten in ihren Ergebnissen in einem solchen Gegensatze zu einander stehen, wie dies kaum sonst bei anatomischen Untersuchungen vorgekommen ist, so stehen die Ergebnisse unserer späteren Mittheilungen in einem solchen Einklang, wie dies selbst bei anatomischen Untersuchungen sehr selten geschieht und mag auch Kölliker die von ihm beobachteten Thatsachen zur Zeit ganz anders als ich erklären, so darf ich doch vielleicht hoffen, dass er bei der Berücksichtigung der von mir gelieferten Angaben auch in der Deutung der Bilder noch mit mir übereinstimmen wird.

Alles bis jetzt Gesagte bezieht sich auf Punkt 2 und 3 der Kölliker'schen Erwiderung, die übrigen Punkte anlangend, so wird er mich entschuldigen, wenn ich für dieses Mal die Milchzähne und Elfenbeinstifte mit Stillschweigen übergehe, aus dem einfachen Grund, weil weder die ersteren, noch die letzteren im Wachsthum begriffen sind und mit den sich entwickelnden Knochen nichts zu thun haben. Was die mechanischen Versuche betrifft, so bin ich an der Ausführung derselben bis jetzt gehindert worden; aus der Literatur aber kenne ich so viel, dass dieselben widersprechende Resultate geliefert haben und darum nicht brauchbar sind. In Beziehung auf die anderen Fragen, nämlich auf die Expansionsfähigkeit der Knochen junger Thiere, Krappfütterung, Vergrösserung der Löcher und Kanäle in Knochen, Bildung der Haversian spaces, habe ich eine Reihe von Untersuchungen angestellt, welche für die Resorptionstheorie sehr traurige Resultate gegeben haben, die ich im Folgenden kurz mittheilen will.

IV. Krappfütterung.

Bestimmt man die Länge der Röhrenknochen bei verschieden alten Tauben, so findet man, dass die Knochen in den drei ersten Lebenswochen ungemein schnell der Länge nach wachsen und zwischen der dritten und vierten Woche fast ihre definitive Länge erreichen. Der Femur einer 2 Tage alten Taube ist 18 mm., der einer 26 Tage alten Taube 40 mm. und derjenige eines ganz alten Thieres 43 mm. lang.

Untersucht man die Knochen junger Tauben mikroskopisch an Längsschliffen, so findet man, dass die Vertheilung der Knochenkörperchen in dem periostalen Knochen ganz eigenthümlich ist:

in den centralen Partien der Balken sind die Knochenkörperchen reihenweise und der Knochenaxe mehr oder weniger parallel angeordnet, an den Knotenpunkten der Knochenbalken aber liegen dieselben haufenweise und so nahe nebeneinander, dass die zwischen denselben befindliche Knochengrundsubstanz auf ein Minimum reducirt ist. Betrachtet man diese Colonien von Knochenkörperhöhlen aufmerksam, so bemerkt man, dass an manchen Stellen zwei oder drei solcher Höhlen in eine gemeinschaftliche, grosse, unregelmässige Höhle zusammenfliessen, während andere noch durch kurze, dicke Brücken zusammenhängen; feine und langgestreckte Ausläufer existiren hier gar nicht. Diese Erscheinung ist am besten an Tauben vom 1. bis 12. Tage zu beobachten.

Das weitere Schicksal der betreffenden Stellen, welche ich proliferirende Knotenpunkte der Knochenbalken nenne, ist folgendes: die Abstände zwischen den Knochenkörperchen nehmen mit dem Alter der Thiere zu und werden endlich eben so gross, wie diejenigen, welche die Knochenkörperhöhlen in den mittleren Partien der Balken trennen. Die proliferirenden Knotenpunkte habe ich, wenn auch sehr spärlich, sogar bei 40 Tage alten Tauben gesehen. In diesem Alter aber trifft man an einigen, von mir noch nicht genau bestimmten Stellen in Proliferation begriffene Knochenterritorien, die aller Wahrscheinlichkeit nach für das Knochenwachsthum eine örtliche Bedeutung haben.

Was die mittleren Partien der periostalen Knochenbalken betrifft, so vergrössern sich die Entfernungen zwischen den Knochenkörperchen mit dem Alter der Thiere. Aus den 6 Tausend Messungen, welche ich bei 30 verschieden alten Tauben in der mittleren Region der Diaphyse des Femur angestellt habe, ergiebt sich, dass die Entfernungen zwischen den Knochenkörperchen der Länge des Knochens nach, während der drei ersten Lebenswochen, d. h. zur Zeit, wo die Knochen vorwiegend der Länge nach wachsen, successiv zunehmen und am 21. Tag des Lebens fast ihre definitive Grösse erreichen. Die mittlere Entfernung zwischen den Knochenkörperchen beträgt bei den 2 Tage alten Tauben 0,0018 mm., bei den 21 Tage alten Tauben = 0,01923 mm. und während der späteren Lebensperioden schwankt dieselbe zwischen 0,01497 — 0,02269 mm., welche letztere Grösse den alten Tauben angehört. Die Theilung der Knochenzellen und die Zunahme der Knochengrund-

substanz wird also so lange beobachtet, als der Knochen überhaupt wächst.

Kölliker findet, dass meine Beobachtungen über die Zunahme der Knochengrundsubstanz in den embryonalen Knochen „brauchbar" sind. Es scheint mir, dass Kölliker sich selbst widerspricht: die betreffenden Beobachtungen sind auf der Topographie des Knochens begründet und beziehen sich keineswegs, wie Kölliker sagt, auf relativ wenig von einander entfernte Stellen, sondern auf alle Regionen des perichondralen und endochondralen Knochens. Sind die Knochenbalken keine bleibenden Gebilde, so zerfallen meine Beobachtungen in Nichts; — findet Kölliker die betreffenden Angaben brauchbar, so muss er die Topographie des Knochens anerkennen, um consequent zu sein.

Die Frage, ob die Havers'schen Kanäle mit dem Alter der Thiere erweitert werden, habe ich ebenfalls durch Messungen zu beantworten gesucht. Da die Havers'schen Kanäle in verschiedenen Höhen des Knochens verschieden breit sind und sehr oft schräg geschnitten werden und darum einen verschiedenen Durchmesser zeigen, so habe ich an jedem Kanal den kleinsten Durchmesser bestimmt und die Messungen an Querschliffen in der Höhe des Foramen nutritium an der Ulna von 12 verschieden alten Tauben angestellt. Es ergiebt sich aus den 2400 Messungen, dass die Durchmesser der Havers'schen Kanäle an der betreffenden Stelle mit dem Alter der Taube successiv abnehmen. An den 2 Tage alten Tauben schwankt der Durchmesser dieser Kanäle zwischen 0,114—0,027 mm., bei den alten Tauben zwischen 0,015—0,003 mm. und in den intermediären Stadien findet man successive Uebergänge zwischen den zwei angeführten Extremen.

Für das Studium der Krappfütterung habe ich ebenfalls Tauben benutzt und im Ganzen 45 Versuche angestellt. Von vorn herein will ich bemerken, dass die an Krappknochen zu beobachtenden Erscheinungen 3 Stadien des Knochenwachsthums unterscheiden lassen.

1. Das erste Wachsthumsstadium dauert ungefähr die vier ersten Lebenswochen. Da die Knochen während dieser Zeit vorwiegend der Länge nach wachsen, will ich diese Periode das Stadium des Längenwachsthums nennen. In diesem Stadium findet man an Krappknochen stets die gleichen Erscheinungen, mögen die Thiere nur kurze oder längere Zeit gefüttert worden sein.

An den 24 Stunden mit Krapp gefütterten Tauben sieht man Folgendes: makroskopisch sind alle Knochen überall gleichmässig und in ihrer ganzen Masse mehr oder weniger intensiv gefärbt. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergiebt sich jedoch, dass die Havers'schen Kanäle sowie die äussere und innere Knochenfläche mit einem äusserst dünnen rothen Saume, der wie eine feine rothe Linie erscheint, umgeben sind. Die übrige Knochensubstanz ist ungefärbt. Die rothen Säume werden von der farblosen Knochensubstanz nicht scharf abgegrenzt, da die Färbung an den äusseren Contouren der Säume etwas diffus wird, so dass das Gefärbte in das Farblose unmerklich übergeht.

Untersucht man die Knochen einer Taube aus demselben Wachsthumsstadium, welche etwa 1—2 Wochen mit Krapp gefüttert wurde, mikroskopisch, so findet man, trotz der Verdickung der Knochen und Verengerung der Havers'schen Kanäle, genau dasselbe Bild: die rothen Säume sind ebenso fein wie früher. Diese Thatsache genügt schon, um eine vollständige Unzuverlässigkeit der aus den Krappversuchen von Kölliker über die Ablagerungs-, Resorptions- und indifferenten Flächen gezogenen Schlussfolgerungen nachzuweisen.

2. Das zweite Stadium des Knochenwachsthums dauert ebenfalls circa 4 Wochen. In diesem Stadium, welches also mit dem zweiten Lebensmonate zusammenfällt, wachsen die Knochen vorwiegend der Dicke nach. Die Erscheinungen, welche man an den Krappknochen im Stadium des Dickenwachsthums beobachtet, sind ganz verschieden von denen des ersten Stadiums.

Wird eine junge, circa 2 Wochen alte Taube mit Krapp gefüttert und ungefähr in der Mitte des zweiten Wachsthumsstadiums untersucht, so ergiebt sich Folgendes: makroskopisch und an den Flächen betrachtet, scheinen die Knochen an allen Punkten gleichmässig gefärbt zu sein. Sägt man einen Röhrenknochen der Quere nach durch, so findet man, dass die ganze Knochenmasse roth ist, wenn auch nicht ganz gleichmässig, so dass man an dem nämlichen Knochen und bei sonst gleichen übrigen Verhältnissen folgende Möglichkeiten treffen kann:

a) Die innere Knochenschicht ist viel intensiver (purpurroth), als die äussere (scharlachroth) gefärbt und bildet die von den französischen Forschern so genannte „virole colorée" — rothe Zone, welche in diesem Falle also die innere ist.

b) Die rothe Zone kommt intermediär vor, und die äussere und innere Knochenschicht sind weniger intensiv gefärbt.

c) Zwei rothe Zonen sind vorhanden: eine innere, dickere und eine äussere, schmale; die intermediäre Knochenschicht aber ist weniger intensiv gefärbt.

d) Alle Schichten des Querschnitts scheinen gleichmässig gefärbt zu sein und die rothe Zone ist entweder schwierig oder gar nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Bringt man aber die aus der Mitte der Diaphyse angefertigten Querschliffe unter das Mikroskop, so ergiebt sich, dass die Bilder, trotz der eben beschriebenen makroskopischen Verschiedenheit, ziemlich gleich sind. Man unterscheidet immer eine streifige und eine diffuse Färbung.

Die streifige Färbung erscheint in Gestalt sehr feiner rother Linien, von denen die einen die Havers'schen Kanäle ringförmig umgeben, welche ich darum Havers'sche Streifen oder Ringe (Fig. 12 i) nennen will, während die anderen parallel der äusseren Knochenfläche gehen und als generelle Streifen (c, d, e, f, g) bezeichnet werden können. Diese zwei Systeme von Streifen sind nur dem zweiten Wachsthumsstadium eigenthümlich.

Die diffuse Färbung ist nie selbständig. Sie kommt dadurch zu Stande, dass die genannten Streifen nie scharfe Contouren besitzen und durch eine diffuse Färbung unmerklich in die farblose Knochensubstanz übergehen. Die diffuse Färbung ist desto bedeutender, je dicker der Schliff ist, an sehr feinen Schliffen schwindet dieselbe fast vollständig. Die makroskopisch sichtbare intensive Färbung der Knochen hängt hauptsächlich von der Ausbreitung und Intensität der diffusen Färbung ab.

Wenden wir uns zu der mikroskopischen Betrachtung unseres Querschliffes, so finden wir, dass die ganze Knochenwand in zwei ungefähr gleich dicke Schichten getheilt zu sein scheint: eine innere (a) und eine äussere (b). In der äusseren Schicht verlaufen 4 bis 5 generelle Streifen der Knochenoberfläche parallel (c, d, e, f, g). Der am tiefsten liegende generelle Streifen (g) grenzt die innere von der äusseren Schicht ab und der äusserste ist an der Seite des Knochens, welche dem Foramen nutritium entspricht, am meisten von der Knochenoberfläche entfernt; an der dem Ernährungsloch entgegengesetzten Seite berührt derselbe die Knochenoberfläche oder ist der

letzteren sehr nahe. Die zwischen den genannten Streifen liegende Knochensubstanz ebenso wie die Knochenoberfläche selbst bleiben farblos. Die Havers'schen Kanäle dieser Schicht sind je mit einem Ring umgeben, welcher vom Rande des entsprechenden Kanals entfernt liegt; die zwischen diesen (Havers'schen) Ringen und den Lumina der Havers'schen Kanäle befindliche Knochensubstanz erscheint ungefärbt.

Die innere Knochenschicht (a) besitzt keine generellen Streifen. Die Havers'schen Kanäle sind je mit einem oder mehreren concentrischen Havers'schen Ringen umgeben (i). Die Knochensubstanz, die zwischen den concentrischen Ringen und zwischen dem innersten Ring und dem Lumen des Havers'schen Kanals liegt (e), bleibt farblos.

In allen Stadien des Knochenwachsthums ist eine vollständige Integrität der Havers'schen Ringe zu constatiren. Erinnert man an die von mir oben angeführten Messungen, so kann man sich überzeugen, dass die Bildung der von Tomes und de Morgan beschriebenen Haversian spaces durch Zerstörung der Wandungen der Havers'schen Kanäle an wachsenden Knochen nie stattfindet und dass dieser Prozess, wenn auch nicht „aus der Luft gegriffen", wie Kölliker mir zumuthet, doch einem pathologischen Präparat entnommen ist, wobei ich Kölliker auf Seite 129 der Tomes-de Morgan'schen Schrift verweise.

Kehren wir zu der weiteren Betrachtung unseres Präparats zurück, so bemerken wir, dass die intensivere Färbung der inneren Knochenschicht von einer grösseren Zahl der Havers'schen Ringe und von einer bedeutenderen Verbreitung der diffusen Färbung abhängt. Dieser letzte Umstand erklärt die früher besprochene makroskopisch sichtbare, innere rothe Zone. Manchmal kommt es auch vor, dass die diffuse Färbung zwischen den zwei oberflächlichen generellen Streifen so intensiv ist, dass man noch eine dünne äussere rothe Zone makroskopisch unterscheiden kann. Werden die Tauben während der Krappfütterung krank, so kann man nie eine so brillante und intensive Färbung der Knochen gewinnen; die streifige Färbung wird blass und die diffuse weniger intensiv. Die innere Knochenschicht findet man in diesem Falle verhältnissmässig blass gefärbt und die Färbung an der Stelle des inneren generellen Streifens (g) etwas stärker, wodurch die Erscheinung der makroskopisch sichtbaren.

intermediären rothen Zone bedingt wird. Manchmal ist die Färbung an dieser letzteren Stelle nicht intensiver, als an den anderen, dann ist die intermediäre Zone kaum oder gar nicht zu unterscheiden. Die Verschiedenheit in der relativen Lage der rothen Zone wird durch die Intensität und Extensität der diffusen Färbung bedingt, ist zufällig und scheint von der Individualität der Thiere und den hygienischen Verhältnissen abzuhängen. Die Verbreitung der streifigen Färbung ist allein charakteristisch.

Verfolgt man die Bildung der beiden von mir beschriebenen Knochenschichten genau, so kann man sich überzeugen, dass die innere (innere rothe Zone) die älteste ist und theils dem embryonalen Leben, theils dem ersten Wachsthumsstadium angehört. Alles was zwischen dem tiefsten generellen Streifen (g) und der Knochenoberfläche (A) liegt und die beschriebene äussere Schicht darstellt, ist während des zweiten Wachsthumsstadiums entstanden.

Alle generellen Streifen bilden sich von der Knochenfläche aus und zwar in folgender Weise: auf dem Querschliffe erscheint die Knochenfläche matt und granulirt. Betrachtet man die betreffende Stelle mit starker Vergrösserung (Immersionslinse 10 oder 11 von Hartnack), so findet man, dass die Ausläufer der Knochenkörperchen an der Knochenoberfläche ungemein reichlich entwickelt sind, so dass der ganze Knochenrand wie mit einem Geflecht von Ausläufern übersponnen zu sein scheint. Bald darauf erfolgt eine Ablagerung der Knochensubstanz an diese granulirt aussehende Fläche und das betreffende Geflecht von Ausläufern ist jetzt von der Knochenfläche um so viel abgerückt, als der neu abgelagerte Knochen beträgt. Bei den mit Krapp fortgefütterten Thieren bleibt die eben erwähnte neu abgelagerte Knochenschicht (k) farblos und die Färbung verbreitet sich nach der Richtung des betreffenden Geflechts, welches ich geflechtartigen Saftkanal oder Saftkanalgeflecht nenne. Bei schwacher Vergrösserung erscheint dieses als ein feiner rother Streifen, der eben nichts anderes, als der früher besprochene äusserste generelle Streifen (c) ist. Bald nachher findet die Bildung eines anderen geflechtartigen Saftkanals gerade in der eben beschriebenen Weise statt, wobei der Saftkanal selbst gefärbt wird, während die auf denselben abgelagerte Knochenschicht farblos bleibt. Auf solche Weise entstehen während des ganzen zweiten Wachsthumsstadiums 6 bis 7 geflechtartige

Saftkanäle, welche im Beginn ihrer Bildung *geradlinig* und parallel der Knochenfläche verlaufen.

Verfolgt man nun die Bildung der *Havers'schen Streifen*, so überzeugt man sich, dass der von mir eben beschriebene Vorgang genau in derselben Weise an den Rändern der Havers'schen Kanäle sich abspielt und die gebildeten geflechtartigen Saftkanäle, durch eine Ablagerung *farbloser* Knochensubstanz von den *Havers*'schen Kanälen aus vom Rande abgerückt werden, bis etwa drei oder vier concentrische Kanäle entstehen, welche in Gestalt feiner rother Linien die früher beschriebenen *Havers*'schen Streifen oder Ringe darstellen. Die zwei Systeme von geflechtartigen Saftkanälen werde ich nach dem Ort ihres Vorkommens als *generelle* und *Havers'sche Saftkanäle* unterscheiden; — die ersteren entsprechen also den generellen, die letzteren den Havers'schen Streifen.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass während des zweiten Wachsthumsstadiums Saftkanäle sich entwickeln, in deren Richtung die Färbung sich verbreitet, während die an diese Kanäle abgelagerten Knochenschichten *farblos* bleiben. *Die Entstehung der generellen und Havers'schen Saftkanäle ist dem zweiten Wachsthumsstadium eigenthümlich.*

Das weitere Schicksal der *geflechtartigen* Saftkanäle anlangend, so wird ein grosser Theil derselben bald nach ihrer Entstehung *geschlossen*, so dass nur ein rother Streifen an Stelle des früheren Saftkanals übrig bleibt. *Ein jeder Krappstreifen deutet also darauf hin, dass an der betreffenden Stelle ein Saftkanal vorhanden ist oder vorhanden war.*

Andere geflechtartige Saftkanäle dagegen entwickeln sich weiter. In diesem letzteren Falle werden die das Saftkanalgeflecht zusammensetzenden Ausläufer viel *mächtiger*, so dass der ganze Saftkanal in Gestalt einer Dornkrone erscheint. Die geflechtartigen sowohl wie die *dornkronenförmigen* Saftkanäle stehen mit den Ausläufern der benachbarten Knochenkörperchen in Verbindung und die diffuse Färbung ist an *der* Stelle des Saftkanals am intensivsten, an welcher die Ausläufer am reichlichsten entwickelt sind. *Die diffuse Färbung wird durch die Ausläufer der Knochenkörperchen verbreitet.* Diese sind also gewissermassen die Quellen, welche die Saftkanalgeflechte versorgen. Man kann als eine allgemeine Regel gelten lassen, dass an den generellen Saftkanälen die diffuse Färbung an *demjenigen* Ufer am intensivsten ist, welches

dem Tubus medullaris zugewendet ist. Die Havers'schen Saftkanäle anlangend, so werden ihre äusseren Ufer mehr als die inneren diffus gefärbt. In diesem letzten Falle ist die diffuse Färbung manchmal so verbreitet, dass die ganze zwischen den benachbarten Havers'schen Ringen liegende Knochensubstanz diffus gefärbt ist, während die zwischen den Ringen und Lumina der Havers'schen Kanäle gelegene Knochensubstanz ungefärbt bleibt. Dadurch erscheint die ganze Knochenmasse in zweierlei verschiedene Territorien getheilt: in die ungefärbten, zwischen den Lumina Havers'scher Kanäle und Havers'schen Ringen liegenden — canaliculäre Knochenterritorien (l) — und in die gerötheten, zwischen den benachbarten Havers'schen Ringen befindlichen — intercanaliculäre Knochenterritorien (m). Die beiden Knochenterritorien sind durch den Havers'schen Ring (i Saftkanal) von einander getrennt; — sind mehrere concentrische Saftkanäle vorhanden, so wird der äusserste an der Grenze der beiden Territorien liegen. Da ich des Havers'schen Kanals, welcher die beiden Knochenterritorien trennt, später noch gedenken werde, so bezeichne ich denselben als interterritorialen Saftkanal.

Für die Geschichte des Knochenwachsthums ergiebt die Krappfütterung eine sehr wichtige Thatsache, welche darin besteht, dass während des Knochenwachsthums eine Verschiebung der Knochentheilchen in einer sehr grossen Ausdehnung stattfindet. Dieser Vorgang, welcher allen Stadien der Knochenentwicklung eigenthümlich ist, lässt sich während der Bildung der generellen Streifen in seiner ganzen Grossartigkeit beobachten.

Schon früher habe ich erwähnt, dass das oberflächliche Saftkanalgeflecht geradlinig und parallel der Knochenoberfläche verläuft. Je nachdem neue Knochenschichten auf das jüngst entstandene Saftkanalgeflecht apponirt werden, findet eine Bildung von Havers'schen Kanälen an der Knochenoberfläche statt. Diese Kanäle werden in der Richtung gegen den Tubus medullaris verschoben, wobei der generelle Saftkanal von dem wandernden Havers-schen Kanal nach und nach vorgeschoben wird. Betrachtet man einen topographischen Querschliff, so findet man, dass der früher geradlinige generelle Streifen (c) jetzt wellenförmig verläuft (d), und in jeder gegen die Knochenoberfläche geöffneten Schleife einen halbabgeschnürten Havers'schen Kanal enthält. Etwas später werden die Havers'schen Kanäle durch den generellen Streifen ganz

abgeschnürt (o) und endlich von demselben abgelöst (p), so dass die zwischen der Knochenoberfläche und dem betreffenden generellen Streifen entstandenen Havers'schen Kanäle jetzt zwischen dem letzteren und dem Tubus medullaris liegen. Entsteht ein neuer genereller Saftkanal und werden während der Ablagerung neuer Knochenschichten neue Havers'sche Kanäle gebildet, so wiederholt sich derselbe Process genau in derselben Weise, wobei die einmal abgeschnürten und abgelösten Havers'schen Kanäle sehr oft durch den tiefer gelegenen generellen Streifen nochmal abgeschnürt werden (p).

Dieser Vorgang, welcher ein Beweis der Expansion der Knochen bei jungen Thieren ist, hat einerseits Verdünnung und anderseits Verdickung der Knochenschichten an gewissen Stellen zur Folge und spielt bei der Gestaltung der Knochen eine wichtige Rolle. Wenn Kölliker eine Verdünnung der älteren Scapulae in der Mitte der Fossa infraspinata beobachtet hat, so beweist dies also noch gar nicht, dass der Knochen an der betreffenden Stelle zu Grunde geht.

Für das Studium der Wachsthumserscheinungen an den Rändern der Löcher und den Wänden der Kanäle habe ich die Ernährungslöcher der Röhrenknochen gewählt, an welchen man ein Loch und zu gleicher Zeit einen Kanal findet. Es ergiebt sich aus dergleichen Studien an Krappknochen, dass die Wand eines jeden Ernährungskanals (C) ebenso wie die Knochenoberfläche (A) sich verhält, indem während des ganzen zweiten Wachsthumsstadiums eine reichliche Knochenablagerung neben der Bildung genereller Streifen an der freien Fläche des Ernährungskanals stattfindet. Diese Erscheinung ist deshalb leicht zu beobachten, weil die Wand des Gefässkanals mit der übrigen Knochenwand gemeinschaftliche generelle Streifen hat, d. h. jeder generelle Streifen (c, d, e, f, g), welcher mehr oder weniger parallel der Knochenoberfläche (sei es geradlinig oder wellenförmig) verläuft, am Rande des Foramen nutritium (D) eine Biegung macht und parallel der freien Fläche des Ernährungskanals (C) sich fortsetzt. Hieraus geht hervor, dass die Wand dieses Kanals ebensoviel generelle Streifen, wie die schon früher beschriebene äussere Schicht der Knochenwand, besitzt.

Da die während des zweiten Wachsthumsstadiums abgelagerten Knochenschichten (b) durch die generellen Streifen charakterisirt

werden und der am tiefsten liegende generelle Streifen (g) die Grenze des dem ersten Wachsthumsstadium angehörenden Knochens markirt, so kann man die Dicke der während des zweiten Wachsthumsstadiums abgelagerten Knochenschichten genau durch Messungen bestimmen. Es ergibt sich aus diesen Untersuchungen, dass die dünnste während der betreffenden Periode entstandene Knochenlage der dem Foramen nutritium entgegengesetzten Seite der Knochenoberfläche entspricht, die mächtigste Knochenmasse aber an den Rand des For. nutr. (D) abgelagert wird, während auf den freien Flächen des Ernährungskanals (C) so viel Knochensubstanz wie an den übrigen Punkten der Knochenoberfläche auftritt. Die Resultate meiner mikroskopischen Untersuchungen der Krappknochen sind also von denjenigen, welche Kölliker bei der Betrachtung der Knochen mit blossem Auge erhalten hat, ganz verschieden, und wenn er an den betreffenden Stellen die Gebilde gesehen hat, welche er Howship'sche Grübchen und Ostoklasten nennt, so ist dieser Umstand für seine Lacunen- und Ostoklastentheorie noch schlimmer.

3. Es kommt endlich ein Stadium vor, in welchem weder generelle noch Havers'sche Streifen gebildet werden und keine Knochenablagerung auf die Knochenflächen stattfindet. Dieses aplastische Stadium beginnt ungefähr am Ende des zweiten Lebensmonats der Tauben. Füttert man eine Taube in diesem Stadium mit Krapp, so werden die Knochen, obwohl viel langsamer, als früher, doch fast ebenso intensiv und in ihrer ganzen Masse gefärbt. Mikroskopirt man solche Knochen, so erhält man die gleichen Bilder, wie im ersten Wachsthumsstadium: die Havers-schen Kanäle und die Knochenoberflächen sind mit feinen rothen Säumen umgeben. Dieses Stadium dauert ungefähr 2 Monate lang. Trotz der Aplasie der Knochenflächen verdicken sich die Knochen mit dem Alter der Thiere.

4. Am Ende des vierten und im Anfang des fünften Lebensmonats kommt noch ein Stadium vor, welches ich Stadium der Seneszenz nenne. Füttert man die Tauben in diesem Alter mit Krapp, so kann man auch eine ziemlich intensive Färbung der Knochen gewinnen. Die Bilder sind aber von denen des vorigen Stadiums fast nicht zu unterscheiden. Das Stadium der Seneszenz wird dadurch charakterisirt, dass die meisten von den generellen ebenso wie von den Havers'schen Saftkanälen mit der Hinter-

lassung einer matt glänzenden, ziemlich groben, mehr weniger wellenförmig oder zackig verlaufenden Linie geschlossen werden. An den Stellen der früher besprochenen interterritorialen Saftkanäle bleiben jetzt die von Tomes und de Morgan beschriebenen und als Beweis für eine stattgehabte Knochenzerstörung und eine darauf erfolgte Knochenablagerung angeführten Linien übrig. Bei den mit Krapp gefütterten Tauben sind diese interterritorialen Linien roth tingirt, aus dem einfachen Grunde, weil die Ufer des an den betreffenden Stellen vorhanden gewesenen Saftkanals gefärbt waren.

In Beziehung auf die interterritorialen Linien und die Havers-schen Kanäle betrachte ich folgende Thatsachen als festgestellt:

1. Diese Linien sind weder bei Embryonen noch in den drei ersten von mir beschriebenen Stadien des Knochenwachsthums zu beobachten.

2. Dieselben erscheinen an Stelle der vorhanden gewesenen interterritorialen Saftkanäle.

3. Bei den mit Krapp gefütterten Tauben sind sie roth gefärbt.

4. Der Durchmesser der Havers'schen Kanäle nimmt mit dem Alter der Thiere ab.

5. Die Havers'schen Ringe und Säume sind in allen Wachsthumsstadien intact.

Einen der schlagendsten Beweise, welche Kölliker zu Gunsten der Knochenzerstörung angeführt hat, betrachte ich somit als widerlegt.

Werfen wir jetzt auf die von mir beschriebenen Wachsthumsstadien der Knochen einen Rückblick, so finden wir, dass die Krappbilder immer in Gestalt äusserst feiner rother Streifen erscheinen, von welchen aus eine diffuse Färbung sich verbreitet und ohne scharfe Grenze in die Umgebung unmerklich sich verliert. Gleichmässig gefärbte und von den farblosen scharf abgegrenzte Knochenschichten werden bei den mit Krapp fortgefütterten Tauben nie beobachtet.

Setzt man eine mit Krapp gefütterte Taube auf gewöhnliche Nahrung, so erhält man natürlich bei der Untersuchung ihrer Knochen verschiedene Bilder, je nach dem Wachsthumsstadium, in welchem die Krappfütterung angestellt wurde und nach der Dauer der beiden Versuchsperioden. Pausirt man mit der Krappfütterung vor dem Beginn des zweiten Wachsthumsstadiums und untersucht man

die Knochen nach einiger Zeit, so findet man immer die innere rothe Zone, welche theils dem embryonalen Knochen, theils dem des ersten Wachsthumsstadiums entspricht, wie schon früher erwähnt wurde, und so viel von der äusseren Knochenfläche entfernt ist, als die neue, während des zweiten Wachsthumsstadiums abgelagerte Knochenschicht beträgt. Ist die intensive Färbung der Knochen wegen der Erkrankung der Thiere oder wegen anderer Ursachen nicht recht gelungen, so ist die Zone schmal, blass und intermediär gelegen. Eine solche Wanderung der rothen Zone, wie Flourens beschrieben hat, existirt in Wirklichkeit nicht und, wenn Kölliker glaubt, dass eine äussere rothe Zone zu einer inneren werden kann und damit meine Angaben zu widerlegen sucht, so ist dies nicht richtig. Der von ihm citirten und mir bekannten oberflächlichen Arbeit von Philipeaux und Vulpian liegt nur eine makroskopische Betrachtung der Knochen zu Grunde. Das einzige, was geschehen kann, ist eine Umwandlung einer äusseren in eine intermediäre Zone. Diese letztere Erscheinung findet dann statt, wenn die erste Darreichung des Farbstoffs mit dem zweiten Wachsthumsstadium zusammenfällt. Setzt man die Krappfütterung aus, aber noch zu einer Zeit, wo das betreffende Stadium noch nicht abgelaufen ist und untersucht man die Taube in dem dritten Wachsthumsstadium, so findet man eine rothe Zone, welche von der Knochenoberfläche so viel abgerückt ist, wie die Knochenschicht, welche nach der Aussetzung der Krappfütterung abgelagert wurde, beträgt. Weder eine äussere noch eine intermediäre rothe Zone kann zu einer inneren werden.

Ich muss noch die Thatsache betonen, dass die während der Aussetzung der Krappfütterung abgelagerten Knochenschichten keineswegs ungefärbt bleiben. Wenn bei den mit Krapp gefütterten und auf gewöhnliche Nahrung gesetzten Tauben die eben besprochene rothe Zone zu einer intermediären wird, so erscheint die Knochenschicht, welche diese Zone von der Knochenoberfläche trennt, welche also während der Aussetzung des Farbstoffs angebildet worden ist, obwohl viel weniger intensiv, doch gefärbt. Füttert man eine junge Taube mit Krapp und setzt die Krappfütterung zur Zeit aus, wo die Sehnen noch nicht verknöchert sind und untersucht man die Taube, wenn sie ausgewachsen ist, so findet man die Sehnenknochen roth. Diese Erscheinung erklärt Kölliker dadurch, dass meinen Versuchsthieren eine colossale Menge des Farbstoffs beige-

bracht sein müsste; — in Wirklichkeit aber sind die Verhältnisse ganz umgekehrt: giebt man den Tauben viel Krapp, so werden sie krank, bekommen Darmcatarrh, die Knochenentwicklung bleibt zurück und die Färbung des ganzen Skelets ist blass. Die Krappwurzel ist für die jungen Tauben giftig und bei den an der Vergiftung durch Krapp gestorbenen Thieren ist die rothe Farbe der Knochen hell und schmutzig.

Die rothe Farbe der Krappknochen geht bei den auf gewöhnliche Nahrung gesetzten Tauben durch eine Decoloration verloren. Als das einfachste und beste Untersuchungsobjekt empfehle ich die früher besprochenen, roth gefärbten interterritorialen Linien, welche man an einem und demselben mikroskopischen Präparat in allen Stadien der Entfärbung beobachten kann.

Zu dieser kurzen Schilderung meiner Krappversuche kann ich noch die Thatsache hinzufügen, dass die generellen und Havers-schen Streifen eine Orientirung erlauben und die verschiedenen Knochenschichten als bleibende Gebilde verfolgen lassen.

Das sind in Kurzem die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen über Expansion der Knochen, Haversian Spaces, Löcher und Kanäle in Knochen und Krappfütterung. Wenn dieselben zur Zeit in einem direkten Widerspruch mit denjenigen von Kölliker stehen, so darf ich hoffen, dass nach einer genauen Prüfung derselben Kölliker auch mit mir wenigstens in der factischen Seite meiner Arbeit übereinstimmen wird; — was aber die Deutung der Bilder betrifft und wie Kölliker dieselben erklären wird, das kann ich schon jetzt voraussehen. Er sagt nämlich: so bald bestimmte Thatsachen für das interstitielle Knochenwachsthum vorliegen (d. h. mit anderen Worten, so bald die Knochenexpansion nachgewiesen und damit die vollständige Grundlosigkeit der Hypothese über Knochenresorption dargethan ist), so wird er auch ein interstitielles Knochenwachsthum „neben der Appostion und Resorption“ anerkennen, wobei selbst bei dieser Lage der Dinge das interstitielle Wachsthum nur „bis zu einem gewissen Grade als Factor“ bei der Gestaltung der Knochen figuriren soll.

Findet Kölliker eine „erstaunliche Schwierigkeit“, mich zu überzeugen, so habe ich nach dem eben angeführten Passus alle Hoffnung verloren, für ihn genügende Beweise zu finden.

Zürich, Ende Februar 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III und IV.

Fig. 1. Femur 6 mm. Länge. Querschnitt durch die Mitte der Diaphyse. (Schafembryo). Syst. 1. v. H.
- a. Periostaler Knochen.
- b. Verkalkter Knorpel.
- c. In Bildung begriffener primordialer Markraum.
- d. Havers'sche Kanäle.
- e. Periost.

Fig. 2. Femur 12 mm. Länge. Querschnitt durch die Mitte der Diaphyse (Schafembryo). Syst. 1. v. H.
- a. Periostaler Knochen.
- b. Endochondraler Knochen (die blauen Flecke sind verkalkte Knorpelreste).
- c. Endochondrale Grenzlinie.

Fig. 3. Femur 27 mm. Länge. Querschnitt durch die Mitte der Diaphyse. (Schafembryo). Syst. 1. v. H.
- a. Periostaler Knochen (das Detail ist weggelassen).
- b. Endochondraler Knochen.
- c. Endochondrale Grenzlinie.

Fig. 4 u. 5. stellen den an den Figg. 2 u. 3 abgebildeten endochondralen Knochen bei stärkerer Vergrösserung dar. Syst. 2. v. H.
- a. Endochondrale Grenzlinie.
- b. Endochondrale Grundschicht.
- c. Endochondraler Uebergangsbalken.
- d. Endochondraler secundärer Balken.

Fig. 6. Endochondraler Halbmond. Schematische Figur.
- a. A. Periostaler Knochen.
- b. B. Endochondraler Halbmond.
- c. C. Convexe Seite desselben (endochondrale Grenzlinie).

Fig. 7. Metacarpus 27 mm. Länge. Querschnitt durch die Mitte der Diaphyse (Schafembryo). Syst. 1. v. H.
- a. Periostaler Knochen.
- b. Endochondraler Halbmond liegt im Tubus medullaris, d. h. im Bereich des endochondralen Knochens.
- c. Endochondrale Grenzlinie (convexe Seite des Halbmonds).

Fig. 8. Metacarpus 40 mm. Länge. Querschnitt durch die Mitte der Diaphyse (Schafembryo). Syst. 1. v. H.
- a. Periostaler Knochen (das Detail ist weggelassen).
- b. Endochondraler Halbmond liegt jenseits des Tubus medullaris, d. h. im Bereich des periostalen Knochens.
- c. Endochondrale Grenzlinie.

Fig. 9. Humerus 28 mm. Länge. Frontaler Längsschnitt durch die obere Hälfte (Schafembryo). Syst. 1. v. H.

a. Periostaler Knochen.
b. Endochondraler Knochen.
c. Endochondrale Grenzlinie.
d. Verkalkungsrand.
A. Aplastische Fläche (Stelle, wo die periostale Rinde fehlt und der endochondrale Knochen an das Periost angrenzt).

Fig. 10. Humerus 12 mm. Länge. Frontaler Längsschnitt durch die obere Hälfte (Schafembryo). Syst. 1. v. H.

a. Periostaler Knochen } das Detail ist schematisirt.
b. Endochondraler Knochen }
c. Endochondrale Grenzlinie.
d. Verkalkungsrand.

Fig. 11. Schematische Figur von 3 verschieden alten Scapulae. Die Linie *d* zeigt ungefähr die Höhe, von welcher die von mir abgebildeten drei Querschnitte von Scapula stammen. (Taf. IV. Figg. 17, 18 u. 19. Unters. aus d. pathol. Institut zu Zürich. 1873. 1. Heft.)

Fig. 12. Krapppräparat. Querschliff der Ulna in der Höhe des Foram. nutr. von einer 51 Tage alten Taube, welche zur Zeit der ersten Darreichung der Krappwurzel 16 Tage alt war und 35 Tage mit Krapp gefüttert wurde.

A. Aeussere Knochenfläche.
B. Innere Knochenfläche.
C. Canalis nutritius.
D. Rand des Foramen nutr.
a. Innere Knochenschicht.
b. Aeussere Knochenschicht.
c. }
d. }
e. } Generelle Streifen.
f. }
g. }
i. Havers'sche Streifen.
k. Allerjüngste Knochenschicht.
l. Canaliculäre Knochenterritorien.
m. Intercanaliculäre Knochenterritorien.
n. Halbabgeschnürte Havers'sche Kanäle.
o. Fast abgeschnürte Havers'sche Kanäle.
p. Abgelöster Havers'scher Kanal.

Beiträge zur Physiologie der Nieren.

Von

v. Wittich.

Hierzu Taf. IVa.

Heidenhain's Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Nieren veranlassen mich eine Reihe von Beobachtungen nachträglich zu veröffentlichen, die ich vor einer Reihe von Jahren an Kaninchen und Katzen, angeregt durch die Arbeiten Chrzonzewski's, zu machen Gelegenheit fand, und welche sich an ältere von mir im Jahre 1856 über die Nieren der Vögel gemachte Angaben anschliessen sollten. Die letzteren hatten die directe Betheiligung der Nierenzellen der gewundenen Harnkanälchen an der Ausscheidung der wesentlichen Bestandtheile des breiigen Vogelharns unzweifelhaft erwiesen, sie hatten aber auch gezeigt, dass, wie es Heidenhain jetzt auch für die Säugethiernieren bestätigt, nie alle Abschnitte der Niere gleichzeitig functioniren, man die Drüsenzellen gleichzeitig an verschiedenen Stellen des Organs in den verschiedensten Stadien der Erfüllung mit harnsauren Salzen findet, während andre noch vollständig frei von denselben sind; dass die die Glomeruli umgebende Kapsel sich dagegen gar nicht an der Ausscheidung der Harnbestandtheile zu betheiligen scheine. Auch letztere Angabe bestätigt Heidenhain für die Ausscheidung des indigoschwefelsauren Natron, wenn auch aus seinen Beobachtungen nicht mit der Evidenz wie aus meinen hervorgeht, dass den Zellen der Kapseln nicht die gleiche Bedeutung für die normalen Bestandtheile des Harns zukomme, wie den Zellen der Tubuli contorti.

Nach der Veröffentlichung der Arbeiten Chrzonzewski's schien mir in der Ausscheidung des Carmins ein ebenso sichtbares Beobachtungsobject gefunden zu sein, um auch bei Säugethieren den Antheil der verschiedenen Drüsentheile an der Ausscheidung verfolgen zu können, wie es die festen Harnbestandtheile des Vogelharns gaben. Die Resultate meiner in Folge dessen angestellten Versuche wollten mir jedoch in einem Punkte mit früheren Beobachtungen nicht recht stimmen, gaben mir aber nichts desto weniger Thatsachen, die neben den von Heidenhain veröffentlichten wohl geeignet sein dürften, einen tieferen Blick in die Vorgänge der Harnsecretion zu thun. Ich stehe daher nicht an meine jetzt schon alten, aber immer noch nicht veralteten Beobachtungen nachträglich zu veröffentlichen, zumal sich aus ihnen ergiebt, dass die von Heidenhain gefundenen Thatsachen nicht für alle in den Harn übergehenden Substanzen gültig zu sein scheinen, und als Heidenhain selbst die von mir in Anwendung gebrachte Methode als unzuverlässig aufgab, während sie mir ganz vortreffliche Präparate verschaffte.

Kaninchen wie Katzen ertragen die Injection von Carminammoniak nach meinen Erfahrungen ganz vortrefflich, wenn man die Lösung in den Verhältnissen darstellt, d. h. wenn man die Menge des Carmin zum Ammoniak genau so nimmt, wie sie Chrzonzewski angab, eine etwas stärkere Verdünnung schadet durchaus nicht. Ich erinnere mich keines Todesfalles nach der Injection, auch habe ich nie, ganz gleichgültig ob ich die herausgenommene Niere in reinem oder angesäuertem Alkohol (natürlich in kleinere Stücke geschnitten) erhärtete, eine so starke postmortale Imbibition der Gewebstheile beobachtet, dass sie irgendwie störend auf die Beobachtung wirken können, ja die zuweilen beobachteten postmortalen Imbibitionen sind gerade für das Verständniss ungemein lehrreich.

Spritzt man einem Kaninchen 5 Ccm. der Lösung in die Vena jugularis und lässt etwa 15 Minuten bis zum Tode vergehen, so findet man nicht nur die freigelegten Uretheren, sondern meistens auch die Blase bereits mit roth gefärbtem Secret erfüllt. Die Thiere entleeren auch in dieser Zeit während des Lebens bei Druck auf die Blase meistens einen ganz unzweifelhaft gefärbten Harn. Die mikroskopische Untersuchung der in saurem Alkohol erhärteten Präparate ergab mir in meinen älteren Versuchen (von denen mir noch heute damals gefertigte Schnitte vorliegen) folgendes: Die Oberfläche der Glomeruli ist fast ausnahmslos diffus geröthet, und

einzelne körnige Ausscheidungen unregelmässiger Form lagern auf ihnen, von einer intensiveren Färbung der Kerne der Gefässknäuel oder der sie bedeckenden Zellenschicht ist nichts vorhanden. Zwischen den Glomeruli und ihrer Kapsel befindet sich ein ungefärbter Raum, die Epithelien der letzteren sind nirgend imbibirt.

Es hat seine grosse Schwierigkeit, um zu einer vollen klaren Einsicht darüber zu kommen, ob die Carminfärbung der Glomeruli nur von ihrem Inhalte, oder ob sie von gefärbten Massen auf ihrer Oberfläche herrührt. Bilder, wie sie Chrzonzewski (Virchow's Arch. Bd. 31, Taf. IX Fig. 6) giebt, in welchen die rothen Massen ganz unabhängig von den Glomeruli der innern Fläche der Kapsel aufliegen, sind mir nie zur Beobachtung gekommen. Die Schwierigkeit der Entscheidung steigert sich, wie mich neuere Versuche belehrten, noch dadurch, dass die Gefässwindungen der Glomeruli ihren Inhalt nachweislich viel fester halten, als alle andern Gefässe. Lässt man ein Kaninchen unmittelbar nach der Injection verbluten, so findet man nicht selten allein in den Gefässknäueln die injicirte Masse, während alle übrigen Gefässe fast vollständig leer sind. Allein in solchen Fällen lässt sich der rothe Inhalt genau in den einzelnen Schlingen verfolgen, deren einzelne stark, andere schwächer, noch andere gar nicht gefüllt sind, während in späteren Stadien der Secretion die ganze Oberfläche des Glomerulus diffus geröthet erscheint. An eine postmortale Imbibition ist hier wohl kaum zu denken, da keineswegs, wie das sonst hierbei der Fall zu sein pflegt, die Kerne der Gefässe gefärbt sind. In seltenen Fällen erstreckt sich auch die diffuse Röthung etwas über die Contouren der Glomeruli, die Kapsel erscheint dann wenigstens theilweise erfüllt. Vor Allem aber sind die oft zu beobachtenden körnigen Carminausscheidungen, die mir entschieden auf der Oberfläche der Glomeruli zu liegen scheinen, welche dafür sprechen, dass auch jene diffuse Färbung aussen aufliegt. Zu vollkommener Gewissheit über das Verhältniss der rothen Färbung zu den Windungen der Glomeruli bin ich erst in neuester Zeit bei einem Kaninchen gekommen, dem ich nach einander Carminammoniak und indigoschwefelsaures Natron in das Blut injicirte und die Nierengefässe vor dem Herausnehmen mit concentrirter Lösung von Chlorkalium nach Heidenhain's Vorschlag ausspritzte. In überraschend klarer Weise zeigte sich hier, dass auch die ihres farbigen und blutigen Inhalts beraubten Glomeruli diffus geröthet waren, dass aber nie die Kerne der

Gefässwandung vorwiegend geröthet erschienen, wie es bei einer postmortalen Imbibition stattfinden würde.

Die Lumina der gewandenen Harnkanälchen sind fast durchweg mit carminhaltigen Massen erfüllt, zuweilen nur in Form einer das Lumen scharf begränzenden, auf den Drüsenzellen lagernden Schicht, während letztere selbst vollständig farblos erscheinen, zuweilen ist das ganze Lumen mit blassröthlicher homogener Masse erfüllt, die sich nur mit feiner körniger Punktirung gegen die Zellen abgrenzt. Hier und da findet man aber auch vollkommen farblose Kanälchen. Die soeben erwähnte feinkörnige Auflagerung findet sich übrigens auch in Nieren, die in säurefreiem Alkohol erhärtet wurden, kann also nicht wohl einer postmortalen Fällung durch Säure ihre Entstehung verdanken, sie schickt übrigens oft unregelmässig strahlenförmige feine körnige Ausläufer zwischen die einzelnen Zellkörper, ohne dass letztere selbst irgend etwas von dem Farbstoff aufnahmen. Es scheint mir nicht undenkbar, dass jene feinen Ausläufer den Zwischenräumen der von Heidenhain beschriebenen Stäbchen folgen.

Die Sammelröhren sind meistens stark mit Carmin gefüllt, der als ein feinkörniger Niederschlag auf den dieselben auskleidenden Zellen lagert, zum Theil aber auch bereits als compactere Massen auftritt. Die gerade verlaufenden Kanälchen der Farrein'schen Pyramiden zeigen in dieser Anfangszeit der Secretion nur sehr vereinzelt eine Erfüllung mit Carmin, auch ihre Zellen sind farblos, die Mehrzahl der Kanäle selbst leer.

So weit gingen meine älteren Beobachtungen. Es ergab sich aus ihnen, dass die Ausscheidung des Carmins, wie es bereits Chrzonzcwski beschrieb, ziemlich gleichmässig in den Kapseln der Glomeruli beginnt, und von hier aus die ausgeschiedenen Massen ohne directe Betheiligung der Drüsenzellen in die Tubuli contorti, von ihnen in die Tubuli recti vorrücken, während nach meinen früheren Beobachtungen es doch zum Wenigsten äusserst wahrscheinlich war, dass, wie die harnsauren Salze, so auch die übrigen wesentlichen Harnbestandtheile bei Säugethieren zunächst in die Drüsenzellen der Tubuli contorti angehäuft und von ihnen ausgeschieden wurden. Es schien mir nicht unwahrscheinlich, dass, wie das bereits von Bowman angegeben wurde, die Glomeruli hauptsächlich das Harnwasser lieferten, welches unter obwaltenden Umständen den leicht diffusibeln Farbstoff mit sich nahm, während die eigentlichen

physiologischen Ausscheidungsstoffe, zu welchen man den künstlich ins Blut gebrachten Farbstoff nicht wohl zählen kann, erst eine Betheiligung des Protoplasmas der Drüsenzellen erforderten. In dieser Deutung, welche ich der Differenz meiner früheren Beobachtungen zu geben versuchte, machten mich Heidenhain's Beobachtungen schwankend, und meinen eigenen Präparaten misstrauend, wiederholte ich meine Versuche an Kaninchen und Tauben, allein im Wesentlichen mit gleichen Resultaten, wie sie mir die älteren gegeben hatten. Was zunächst die Menge der von mir injicirten Massen betrifft, so habe ich fast in allen Fällen nur 5—7 Ccm. hierzu verbraucht, weil ich mich überzeugte, dass sie ausreichen, um die Hautdecken der Thiere fast momentan intensiv zu färben.

Um aber die Schnelligkeit, mit welcher die Ausscheidung des Farbstoffes selbst bei nur geringer Menge desselben erfolgt, kennen zu lernen, wurde ein durch Urari vergiftetes Kaninchen unter künstlicher Respiration erhalten, und ihm durch einen Schnitt in der Linea alba die Bauchhöhle eröffnet, die Baucheingeweide vorsichtig nach rechts herübergelagert, so dass der linke Urether bequem beobachtet werden konnte, während die von einem Assistenten hohl gehaltenen Bauchdecken ein Betrockenen der Baucheingeweide verhinderten. Nach dieser Vorbereitung injicirte ich in die rechte Vena jugularis sehr langsam 5 Ccm. Carminlösung, während ich gleichzeitig stets den Urether im Auge behielt und nach einem Secundenzähler die Zeit bis zum Eintreten rothen Harns in den Urether bestimmte. Fast momentan röthete sich die Wandung des letzteren durch Erfüllung der in ihm verlaufenden Gefässe, nach Verlauf aber von 40 bis 50 Secunden trat die erste Flüssigkeitswelle aus dem Nierenbecken in den Urether und schob eine deutlich rothgefärbte Säule von einigen Millimetern vor sich her.

Tauben scheinen die Injection von Carminlösung viel schwerer zu ertragen; schon nach Einführung von kaum 3 Ccm. der Lösung wurden mir dieselben meistens asphyctisch und starben. Sie erholen sich aber, wie ich bald einsah, von ihrer Asphyxie, wenn man schnell durch Einblasen von Luft durch den Schnabel wenige Minuten hindurch künstliche Respiration einleitet, aber auch dann erscheinen die Thiere anfangs noch wie in trunkenem Zustande, in welchem sie sich schwer auf den Füssen halten, den Kopf leicht vornüber sinken lassen, ihn plötzlich wieder erheben und eine grosse Neigung zeigen sich hinzukauern. Bevor ich diesen relativ doch günstigen

Effect der künstlichen Athmung kannte, starb mir eine Taube während der Einspritzung, bei Eröffnung des Abdomens erwiesen sich aber beide Uretheren bereits gefüllt mit roth gefärbtem breiigen Harn, während die mikroskopische Untersuchung der Niere im Wesentlichen denselben, wenn auch nicht so eclatanten Zustand zeigte, wie die Nieren in späterer Zeit nach der Einspritzung. Letztere wurde in dem vorliegenden Falle allerdings sehr langsam ausgeführt, dauerte aber doch kaum eine volle Minute; also auch hier diffundirte der Farbstoff bereits innerhalb der ersten Minute in die Harnkanälchen.

Um ferner die Zeit kennen zu lernen, welche die dem Thierkörper einverleibte Farbmasse braucht um vollständig auszuscheiden, habe ich Kaninchen, denen 5 Ccm. Carminlösung injicirt waren, so lange beobachtet, bis ihre Hautdecken und der von ihnen entleerte Harn wieder normale Färbung zeigten. Die injicirte Lösung enthielt annähernd wohl 0,5 Grm. Carmin. Am vierten Tage nach der Einspritzung waren die Hautdecken kaum noch gefärbt, während der Harn noch intensiv roth die Blase verliess, und zwar nicht wie in den ersten 24 Stunden körnig, sondern in Form einer rothen Lösung. Erst am siebenten Tage war der Harn von normaler gelber Färbung, und erwies sich auch spectroscopisch frei von Carmin, während der Harn des sechsten Tages, obwohl nur blassroth, den Absorptionsstreifen des Carminammoniaks zeigte. Eiweiss enthielt der Harn nachweislich weder am ersten noch an den folgenden Tagen. Indigolösung scheint den Thierkörper viel früher zu verlassen; bei einem Kaninchen, dem ich ungefähr 8 Ccm. einer intensiv blauen Lösung von indigoschwefelsaurem Natron in die Vena jugularis injicirte, waren bereits nach 24 Stunden Ohren und Hautdecken vollkommen farblos, der entleerte Harn aber noch blau. Leider starb das Thier nach Verlauf dieser Zeit ganz plötzlich (an einer Trombose der Hirngefässe), so dass ich das Verschwinden des Indigo im Harn nicht verfolgen konnte, allein die mikroskopische Untersuchung der Nieren ergab nur noch Blaufärbung der Tubuli recti, während die gewundenen Kanälchen vollkommen frei von Indigo sich erwiesen.

Was nun den Zustand der Nieren nach der Injection betrifft, so richtet sich derselbe wesentlich nach der Länge der Zeit, welche zwischen letzterer und der Tödtung des Thieres verfloss. Schon unmittelbar nach der Einspritzung findet man zahlreiche, aber

durchaus nicht alle Harnkanälchen in der Ausscheidung begriffen, während nur ganz vereinzelte gerade verlaufenden Kanälchen der Pyramiden roth gefüllt sind. Je länger man mit der Tödtung des Thieres wartet, desto mehr verbreitet sich der Ausscheidungsprocess über die ganze Corticalschicht des Organs, desto zahlreicher füllen sich die Sammelröhren und die Tubuli recti, bis schliesslich fast sämmtliche Kanälchen, gewundene wie gestreckte, gleichmässig roth erfüllt scheinen.

Wie bei Kaninchen, ebenso gestalten sich die Vorgänge in den Nieren von Tauben nach Einspritzung der Carminlösung ins Blut. Hier wie bei jenen lehrt aber die mikroskopische Untersuchung feiner Schitte, 1. dass die Harnkanälchen, besonders bei Beginn der Secretion, nie synchronisch an letzterer sich betheiligen, 2. dass die rothe Masse stets im Lumen der gewundenen wie geraden Harnkanälchen ganz in der Weise liegt, wie ich es als Ergebniss meiner älteren Beobachtungen bereits oben beschrieb, immer waren die Drüsenzellen farblos, und wenn auch die früher erwähnte feinkörnig-strahlig nach aussen gehende Auflagerung den Zellen scheinbar eine diffuse Röthung gab, so beschränkte sich letztere doch stets auf die dem Lumen zugewendete Schicht, nie waren die eigentlichen Zellkörper, ihre Kerne, gefärbt, wie bei Einspritzung von indigo-schwefelsaurem Natron nach Heidenhain's Angaben (die ich aus eigener Anschauung nur bestätigen kann).

In der Mehrzahl der Fälle fand sich auch, oft vereinzelt, zuweilen allgemein, jene diffuse Röthung der Glomeruli, und selbst in Fällen, wo eine offenbare postmortale Imbibition die Wandungen grösserer Gefässe, die Kerne benachbarter Capillaren intensiv gefärbt hatte, war eine gleiche Färbung der Kerne der Glomeruli nicht zu beobachten.

Ich glaube nun nicht, dass das Ansammeln des ausgeschiedenen Carmins in den Höhlungen der gewundenen Kanälchen, das Farblosbleiben der Protoplasmen derselben eine postmortale Erscheinung, bedingt durch die geringe Tinctionsfähigkeit der letzteren, sei. Feine Schnitte in Alkohol erhärteter Nieren, in Carminammoniak gelegt, imbibiren letzteres so ungemein schnell und energisch, dass die Präparate meist gleichmässig roth und nur die Kerne etwas intensiver gefärbt erscheinen. Vielmehr scheint es, als ob das Carmin mit dem Transsudat aus den Glomerulis tritt und von hier aus in die Tubuli contorti gelangt, auf der gewiss zähen Oberfläche ihrer

Zellen haftet, und wohl gar durch die schon von Chrzonzewski betonte saure Beschaffenheit des Nierenparenchyms hier bereits aus seiner Lösung gefällt wird. Um jedoch eine genaue Einsicht in die Art der Gewebsfärbung von den Blutgefässen aus zu gewinnen, habe ich folgenden Versuch angestellt.

Einem todten Kaninchen wurde in die Aorta thoracica dicht über dem Zwerchfell eine Canüle eingebunden, letztere durch Cautchoukschlauch mit einem durch einen Hahn verschliessbaren Trichter in Verbindung gesetzt und dieser mit einer concentrirten ammoniakalischen Lösung von Carmin gefüllt. Der Trichter wurde mit Hülfe einer Klemme etwa 400 Mm. über der Canüle festgestellt, so dass nach Eröffnung des Hahns die gefärbte Flüssigkeit annähernd unter einem Drucke von 29 Mm. Quecksilber in die Gefässe der Baucheingeweide strömte. Die letzteren füllten sich äusserst langsam, und nachdem etwa nach Verlauf einer halben Stunde 50 Ccm. abgeflossen waren, wurden die Nierengefässe, wie die Uretheren unterbunden, die Nieren selbst in mit Essigsäure angesäuerten Alkohol geworfen. Die mikroskopische Untersuchung erwies die Uretheren leer, dagegen eine sehr vollständige Injection der Blutgefässe, besonders der Glomeruli, die Kerne jener wie dieser intensiv roth, die Zellen der Tubuli contorti grossentheils diffus geröthet, ihre Kerne nur hier und da stärker gefärbt, nur in ganz vereinzelten Fällen erwiesen sich die Lumina der Harnkanälchen mit blassrother Masse erfüllt. Das Gesammtbild aber war ein durchaus wesentlich anderes, wie nach Einspritzung des Carmins in die Vene lebender Thiere.

Von ganz besonderem Interesse war es mir, bei Tauben das Verhältniss der eigentlichen physiologischen Harnbestandtheile zu der Ausscheidung des Farbstoffes kennen zu lernen. Bevor ich jedoch hierauf eingehe, muss ich wenige Worte über die Herstellung der hierzu erforderlichen mikroskopischen Präparate sagen.

Um das Verhalten des Farbstoffs zu den Drüsenzellen, seine von diesen unabhängige Anhäufung im Lumen klar zu machen, hat es sich mir am meisten bewährt, feine Schnitte der in Alkohol erhärteten Niere in Creosot quellen zu lassen und nach Entfernung des überschüssigen Creosots in eine Auflösung von Canadabalsam in Chloroform zu legen. Die durch das Creosot bewirkte meistens allzu energische Aufhellung der Präparate wird durch die letztere Lösung etwas gemildert, die Contouren wieder schärfer. Man ist bei diesem Verfahren, welches sich schon durch seine ungemeine

Schnelligkeit, wie dadurch empfiehlt, dass die Gewebe nicht so schrumpfen, wie bei andern Aufhellungsmitteln, gegen jede postmortale Imbibition der Schnitte gesichert, wie ich sie oft bei Einlagerung der Schnitte in Essigsäure und Glycerin eintreten sah. Dieselbe Methode eignet sich aber nicht, um in Vogelnieren die Erfüllung der Drüsenzellen mit feinkörnigen Harnbestandtheilen zu beobachten. Letztere kennzeichnen sich am besten an in verdünnter Essigsäure gequollenen Schnitten durch ihre geringere Durchsichtigkeit bei durchfallendem, durch ihren Silberglanz bei auffallendem Lichte. Bei letzterer Untersuchung erkennt man am leichtesten die in der Secretion begriffenen Drüsenzellen, die wie ein weissglänzender breiter Ring das offene dunkle Lumen umstehen, während die nicht secernirenden Zellen, oder vielmehr die von Harnbestandtheilen freien kein Licht reflectiren; es lässt sich also auf einer Schnittfläche sehr wohl übersehen, wie viel der Kanälchen in der Secretion begriffen sind. In den gerade verlaufenden Sammelröhren füllt der grobkörnige breiige Harn allein das Lumen aus und erscheint bei durchfallendem Lichte dunkel, fast schwarz, bei auffallendem silberglänzend. Beides, Dunkelheit im durchfallenden, Silberglanz bei auffallendem Lichte, rühren von den meist kantigen Partikelchen her, die eben sehr viel Licht reflectiren, wenig durchlassen. Durchtränkt man aber ein solches Präparat mit Creosot und Canadabalsam, so hebt man dadurch den optischen Effect der einzelnen Partikelchen auf, dasselbe erscheint schnell, fast gleichmässig durchsichtig. Es empfiehlt sich daher die Untersuchung der Präparate in Essigsäure und Glycerin, zumal eine etwa eintretende postmortale Imbibition als solche sehr wohl durch andere Creosotpräparate von derselben Niere controlirt werden kann.

Die Durchmusterung solcher Präparate ergiebt nun ausnahmslos: Ansammlung des Carmins im Lumen der Kanälchen, während die ersten Anhäufungen der Harnbestandtheile in den Drüsenzellen erfolgt. In den mit breiigem Harn erfüllten geraden Kanälchen wechselt oft streckenweis jener mit zusammengeballtem Carmin.

Es kam nun bei der entschiedenen Differenz in dem Verhalten des indigoschwefelsauren Natron und dem des Carmins zur Niere darauf an, den Versuch zu machen, gleichzeitig oder bald hinter einander beide Farbstoffe ein und demselben Thiere zu injiciren. Ich habe nur einen Versuch der Art gemacht, diesen aber mit dem glücklichsten Erfolge.

Einem curarisirten Kaninchen wurden während künstlicher Respiration in die rechte Vena jugularis 5 Ccm. Carminammoniak injicirt und nach Verlauf von 15 Minuten, während welcher Zeit sich die Blase mit roth gefärbtem Harn bereits füllt, in die linke Vena jugularis ebenso viel einer concentrirten Auflösung von indigoschwefelsaurem Natron eingespritzt. Die Respiration wurde noch eine halbe Stunde lang unterhalten, alsdann eingestellt und das Thier so ganz getödtet. Vorher wurden ihm noch etwa 5 Ccm. Blut aus der eröffneten Jugularis entleert und dasselbe zur Gerinnung aufgestellt. Von der Aorta abdominalis aus wurde hierauf so lange gesättigte Lösung von Chlorkalium in die Nierenarterien injicirt, bis die aus der Vene abfliessende Flüssigkeit farblos war, die Nieren alsdann, in kleine Stücke zerschnitten, in Alkohol erhärtet. Makroskopisch beschränkte sich die blaue Farbe fast nur auf die Corticalschicht, während die Pyramiden intensiv roth gefärbt waren; doch waren auch in jener ganz umfangreiche Flecken intensiv roth, ihre Umgebung gleich intensiv blau. Uretheren und Blase enthielten auch keinen Indigo [1]).

Die mikroskopische Untersuchung feiner von der erhärteten Niere gefertigter Schnitte zeigte im Ganzen eine äusserst spärliche Erfüllung der gewundenen Harnkanälchen mit Carmin, nur in jenen erwähnten rothen Flecken der Corticalschicht prävalirte dieselbe, wo sie sich aber nachweisen liess, da füllte dasselbe in früher beschriebener Form, d. h. bald feinkörnig, bald gelöst das Lumen aus, während die Zellen absolut frei von demselben waren. Die Glomeruli und hier auch der freie Raum der Kapsel waren trotz der Ausspritzung der Nierenarterie mit Chlorkalium meistens gleichmässig geröthet — während nie eine Blaufärbung gefunden wurde. Das Indigo füllte zum Theil in Form zusammengeballter Krystalle,

1) Ich habe in späteren Versuchen mit indigoschwefelsaurem Natron die Benutzung des schon von Chrzonzewski empfohlenen Chlorkaliums, um jenes zu fällen, aufgegeben, und mich einer concentrirten Lösung von Chlorkalcium bedient. Dasselbe fällt wie jenes das Indigo und bietet den Vortheil, dass es sich mit Alkohol mischt, während derselbe das Chlorkalium fällt, die Nierenschnitte daher sich bei ihrer Erhärtung durch und durch mit kleinen, die Durchsichtigkeit sehr beeinträchtigenden Krystallen bedecken. Da übrigens das indigoschwefelsaure Natron allein schon durch absoluten Alkohol gefällt wird, so ist selbst die vorhergehende Ausspritzung mit oder die Bettung in Chlorcalciumlösung durchaus überflüssig.

oft gemischt mit Carmin, die Höhlungen der Kanäle aus, zum Theil fand es sich als feinkörnige, meist blassblaue Substanz in den Zellen der gewundenen Kanälchen, und umstand so oft als ein blauer Kranz den intensiv roth gefärbten Inhalt. Die Kerne der Zellen meistens intensiv blau, ganz wie es Heidenhain beschreibt und abbildet.

Während also die Resultate dieses Versuches im Wesentlichen die Angaben Heidenhain's nur bestätigen, stellt sich die Verschiedenheit der Carminausscheidung noch deutlicher heraus. Weder hier noch in andern Fällen bei alleiniger Carmineinspritzung habe ich je Bilder von einer so intensiven Färbung der Zellen und ihrer Kerne zu Gesicht bekommen, wie nach Injection von Indigo, nur habe ich weder in dem so eben beschriebenen Falle, noch in andern, in denen ich allein das Indigosalz den Thieren einverleibte, eine Blaufärbung der Glomeruli gesehen, während sie nach Carmin fast ausnahmslos roth erscheinen.

Die letztere Thatsache brachte mich auf den Verdacht, dass möglicherweise das Indigosalz entweder sehr schnell im Blute bereits reducirt werde, oder aus seiner Lösung an irgend einer Stelle des Organismus ausgefällt werde, während gleiche Veränderungen mit dem Carminammoniak nicht vorgehen, das somit in den Windungen der Glomeruli haftende carminhaltige Serum noch post mortem transsudire. Um hierüber ins Klare zu kommen, richtete ich meine Aufmerksamkeit auf die Beschaffenheit des Blutes nach der Injection. Nach Einverleibung von Carminammoniak büsst das Blut wenige Minuten nachher noch seine Gerinnungsfähigkeit ganz ein. Selbst nach 24stündigem Stehen hatte sich in einem Falle kein Blutkuchen gebildet, das über den gesenkten Blutkörperchen stehende Serum war intensiv carminroth gefärbt. Blut, welches 2—3 Stunden nach der Einspritzung dem verblutenden Thiere entnommen wurde, gerann sehr langsam und bildete noch nach 24 Stunden eine wenig steife Gallerte, über welcher sich kein Tropfen Serum gesammelt hatte, erst nachdem die Gallerte von den Gefässwandungen gelockert ward, sammelte sich ein wenig intensiv carminroth gefärbtes Serum. Nach hintereinander folgender Injection von Carmin und Indigo zeigte sich die Gerinnungsfähigkeit ebenso geschwächt, wie nach reiner Carmineinspritzung, das spärlich gesammelte Serum zeigte spectroskopisch Indigo und Carmin in Lösung. Auch nach alleiniger Einspritzung von Indigolösung schien die Gerinnung des Blutes verzögert, das sich sammelnde Serum aber war intensiv blau gefärbt, entfärbte

sich aber, von dem Blutkuchen abgegossen, nach etwa 24 Stunden, so dass nur noch die oberflächlichste mit der Luft in Berührung stehende Schicht blau gefärbt blieb. War somit erwiesen, dass bei einfacher Indigoeinspritzung letzterer im Serum gelöst blieb, so ergab sich doch eine postmortale Reduction desselben, allein der Umstand, dass diese immer erst einige Stunden nach dem Stehen des abgegossenen Serums eintrat, während das frisch sich ansammelnde Serum jene Reduction noch nicht zeigte, lässt es mir sehr wahrscheinlich erscheinen, dass wir es mit Folgeerscheinungen der Zersetzung des Serums zu thun haben. Frisches Blutserum, mit wenig indigoschwefelsaurem Natron gefärbt, reducirt den Indigo gleichfalls erst in etwa 24 Stunden. Schüttelt man übrigens das entfärbte Serum mit Luft, so bläut es sich von Neuem, um sich auch wieder nach Verlauf einiger Zeit zu entfärben, und selbst nach fünftägigem Stehen liess sich dieser Wechsel der Farbe immer von Neuem hervorrufen.

Nach alledem glaube ich, dass man das Fehlen der blauen Farbe in den Glomeruli nicht wohl auf eine stattgehabte Reduction des Indigo oder auf ein Verschwinden desselben im Serum durch Ausfällung zurückführen kann, um so weniger, als die nachfolgende Ausspritzung der Nierengefässe mit concentrirtem Chlorkalium eher ein Fixiren des Indigos in den Gefässwindungen, als sein Verschwinden bewirken musste. Die diffuse Röthung aber selbst nach Ausspritzen der Nierengefässe halte ich demnach für den Ausdruck eines physiologischen Vorganges, bedingt durch eine gleichmässige Durchtränkung der den Glomerulus bekleidenden Epithelzellen und durch theilweise Ansammlung des Transsudats in der Kapsel. Um zu der Einsicht zu kommen, dass man es nicht mit einer postmortalen Imbibition zu thun habe, vergleiche man nur die Präparate mit künstlich post mortem gewonnenen Imbibitionspräparaten. In letzteren sind vorwiegend die Kerne der Gefässwandungen intensiv, die Wandungen selbst fast gar nicht gefärbt, während in jenen der ganze Glomerulus diffus roth, keine Kerne besonders markirt sind.

Es lässt sich jedoch nicht leugnen, dass die ganze Versuchsmethode innerhalb des Organismus durch die plötzliche Belastung des Blutes mit den eingespritzten Farbstoffen und durch die in jenem dadurch bewirkte Veränderungen unzweifelhaft Verhältnisse erzeugt, die nicht als vollständig normale aufgefasst werden können, die Thiere sich vielmehr trotzdem, dass sie den Eingriff sehr wohl

überleben und durch Ausscheidung der fremdartigen Substanzen ganz zur Norm wieder zurückkehren, in einem pathologischen Zustand befinden. Es kam mir daher darauf an, die Zustände der Nieren kennen zu lernen bei indirecter Zuführung der Farbstoffe. Schon Chrzonzewski hat Versuche über die Ausscheidung des Carminammoniak nach Einspritzung in den Magen, per anum oder in den Peritonealsack gemacht, und nach ihnen Carmininjection der Harnkanälchen bekommen. Genaueres über einen etwaigen graduellen Unterschied dieser Versuche von denen bei directer Einspritzung giebt er jedoch nicht an.

Aus meinen in dieser Richtung angestellten Versuchen kann ich zunächst angeben, dass auch die Injection einer ammoniakalischen Carminlösung, so wie des indigoschwefelsauren Natrons durch die Trachea in die Lungen von Kaninchen, sehr wohl ertragen wird. Herr Berthold, der im vergangenen Sommer bei mir über die pathologischen Veränderungen des Lungengewebes nach Einführung fremder Substanzen Beobachtungen anstellte, hat einzelnen Thieren bis zu 10 Ccm. der Carminlösung, allerdings äusserst langsam, tropfenweis in die Lungen fliessen lassen, ohne dass die Thiere etwas anderes als in der ersten Stunde ein starkes rasselndes Athmen zeigten, das sehr bald vollkommen verschwand. Gleichzeitig zeigte sich, dass die Thiere bereits nach 15 Minuten, aber auch noch nach 24 Stunden, bei Druck auf die Blase einen intensiv rothen Harn entleerten.

Ich habe nun bei Kaninchen und Tauben theils Einspritzungen in den Oesophagus (resp. Kropf), theils in die Lungen (Kaninchen) gemacht, die Thiere sitzen lassen bis sie roth harnten, sie so nach Verlauf etlicher Stunden getödtet und die Nieren in angesäuertem Alkohol erhärtet. Die Versuche gaben mir bei Einführung des Carmins in den Magen nicht die Constanz, die ich nach der Angabe früherer Beobachter erwartete; zuweilen harnten die Thiere bereits nach $\frac{1}{4}$—1 Stunde roth, oft selbst nach 3 Stunden nicht; in einem Falle, in welchem ich einem kräftigen Kaninchen ca. 10 Ccm. per os eingefüllt hatte, stellten sich sehr bald diarrhoeische Entleerungen ein, und nur vorübergehend, am dritten Tage, entleerte dasselbe einen äusserst blassrothen Harn. Am vierten Tage starb das Thier, der Harn in der Blase war durchaus frei von Carmin, die Untersuchung der Nieren ergab durchaus negative Resultate. Ich weiss mir die Inconstanz der Erfolge dieses Verfahrens vorläufig nur durch die

Annahme zu erklären, dass die saure Beschaffenheit des Magensaftes die Lösung des Carmins aufhob. Magen- und Darmcontenta waren denn auch in solchen Fällen, wenn sie früh genug untersucht wurden, bevor das Carmin den Darm mit den Faeces verlassen hatte, auffallend stark roth gefärbt. In allen Fällen aber, in welchen Ausscheidung des Carmins durch die Nieren erfolgte, war der mikroskopische Befund durchaus derselbe, und im Wesentlichen auch derselbe wie nach Injection direct ins Blut.

Gewöhnlich waren die Nieren, trotz der Erfüllung der Uretheren (bei Kaninchen auch der Blase) mit carminhaltigem Harn, nur äusserst blass roth gefleckt, die mikroskopische Untersuchung wies aber die unzweifelhafte Erfüllung einer, wenn auch nicht grossen Zahl der gerade verlaufenden Kanälchen mit zusammengeballten Carminmassen, ebenso die zwar spärliche Ansammlung sehr blass roth gefärbter Massen im Lumen vereinzelter gewundener Kanälchen nach, eine Färbung der Drüsenzellen habe ich nie beobachtet, ebenso wenig aber auch eine deutliche Färbung der Glomeruli wahrgenommen. Abgesehen von letzterer Thatsache erscheint der Unterschied des Befundes von dem nach directer Einspritzung ins Blut nur ein quantitativer. Das von einer resorbirenden Fläche erst aufgenommene Carmin gelangt muthmasslich doch zunächst in die Lymphgefässe, von hier mit verhältnissmässig geringer Geschwindigkeit ins Blut. Bei Einspritzung in den Darmtractus kommt auch wohl ein Theil gar nicht zur Aufsaugung, sondern verlässt mit den Fäcalmassen den Darm, das Carmin tritt also in sehr viel diluirterem Zustande schon mit dem Blute in die Niere ein, bietet der letzteren demnach viel weniger Material zur Ausscheidung, während bei der directen Einspritzung ins Blut die Massen fast unmittelbar der ausscheidenden Oberfläche zugeführt werden. Bedenkt man ferner, dass meistens doch mit der Einspritzung von 5 Ccm. eine nicht zu unterschätzende Blutdrucksteigerung einhergeht, zumal in den bei weitem meisten Fällen die ganze Operation ziemlich unblutig verläuft, ein Präventivaderlass von mir nie gemacht wurde, so lässt sich eine gesteigerte Function der Niere hieraus allein, und eine massigere Ausscheidung des Carmins, eine allgemeinere Betheiligung des Parenchyms gar wohl erklären.

Was das Farblosbleiben der Glomeruli betrifft, so glaube ich, erklärt sich dasselbe ebenfalls aus der geringeren Masse des ausgeschiedenen Farbstoffs. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sich

ein nur äusserst wenig gefärbtes Transsudat in den Kapseln der Glomeruli ansammelt, dass dasselbe bei langsamem Passiren der Tubuli contorti nicht nur eine Concentrirung, sondern auch eine theilweise Ausfällung des gelösten Farbstoffs erfährt, und dass beides zum Sichtbarwerden des letzteren in den Höhlungen der Kanäle beiträgt, während seine diluirte Beschaffenheit in den Kapseln ihn unkenntlich macht. Eins aber geben die Versuche mit voller Klarheit, die Ungleichzeitigkeit, in welcher sich die einzelnen Abschnitte der Niere an der Ausscheidung betheiligen, jenes schon früher von mir behauptete ungleichzeitige Functioniren der gewundenen Harnkanälchen.

Die indirecte Einführung des Indigos durch Einspritzung per anum oder durch den Kropf bei Tauben hat mir weniger gute Resultate gegeben. Stets trat nach 1—2 Stunden Entleerung blaugefärbten Harns ein, immer aber waren die Nieren fast gar nicht oder nur sehr wenig blau gefärbt und büssten ihre Farbe, obwohl ihre Gefässe mit Chlorcalciumlösung ausgespritzt wurden, nach 24-stündigem Liegen in Alkohol fast vollständig ein. Die mikroskopische Untersuchung wies nur äusserst spärliche Erfüllung der Harnkanälchen mit Indigo nach, eine Ansammlung desselben in den Zellen liess sich nie beobachten. Auch hier ist es wohl denkbar, dass der Indigo in so geringen Mengen in den Zellen vorhanden, in dünner Schicht daher nicht mehr erkennbar war.

Sehr viel sicherere Resultate erhielt ich an Kaninchen bei Einführung des Indigos in die Trachea, auch erfolgt hier die Ausscheidung durch den Harn augenscheinlich viel früher als nach Aufnahme durch die Darmschleimhaut. Ein Kaninchen, dem ich durch eine rechtwinklig gebogene, in die Trachea gebundene Glasröhre äusserst langsam tropfenweis eine starke Indigolösung einbrachte (es erhielt so während einer Stunde 13 Ccm.), entleerte bereits nach 20 Minuten bei Druck auf die Blase einen stark blau gefärbten Harn. 15 Minuten nach Beendigung (also 1¼ Stunde nach Beginn) der Einspritzung wurde das Thier durch Erstickung getödtet, die Nieren, welche entschieden blau fleckig waren, herausgenommen und in kleine Stücke geschnitten, zwei Stunden lang in concentrirte Lösung von Chlorcalcium gelegt und alsdann in absolutem Alkohol erhärtet. Feine Schnitte zeigten eine im Ganzen spärliche Erfüllung der gewundenen Harnkanälchen, eine stärkere der gestreckten und deren Anfänge in den Ferrein'schen Pyramiden. Meistens fand sich der

Indigo auch in dem Lumen der gewundenen Kanälchen, während deren Drüsenzellen kaum blassblau gefärbt schienen, ihre Kerne nie jene intensive Färbung zeigten, wie sie Heidenhain abbildet, und wie ich sie selbst nach Einspritzung des Farbstoffs ins Blut beobachtete. Eine Thatsache, die ich bei diesen Nieren zu beobachten Gelegenheit fand, macht es mir jedoch zweifelhaft, ob jene intensive Färbung der Kerne nicht doch eine postmortale Erscheinung sei. Sehr oft sah ich nämlich auch die Kerne der gerade verlaufenden Kanälchen intensiv gefärbt, während kaum daran zu denken ist, dass auch ihre Zellen sich an der Ausscheidung betheiligen. Diese postmortale Imbibition ist trotz der Behandlung der Niere mit concentrirter Chlorkaliumlösung sehr wohl denkbar. Fügt man zu einer Lösung von indigoschwefelsaurem Natron wenige Tropfen der Chlorkaliumlösung, so verursacht diese einen ziemlich voluminösen Niederschlag, allein die Flüssigkeit wird nicht vollständig dadurch entfärbt, ein Theil des Indigosalzes bleibt noch gelöst, um erst bei Mehrzusatz von Chlorkalium vollständig ausgefällt zu werden. Legt man nun noch so dünne Scheiben der Indigo enthaltenden Niere in Chlorkalium, so bedarf es doch immer erst einer gewissen Zeit, bis letzteres auch in die tieferen Schichten diffundirt, während welcher aber die abgestorbenen Protoplasmen ihre volle Imbibitionsfähigkeit für Farbstoffe geltend machen können. Schon bei der Untersuchung von Nieren solcher Thiere, welchen Indigo direct in das Blut injicirt worden, war es mir aufgefallen, dass nur die gewundenen Harnkanälchen bestimmter Schichten eine so intensive Blaufärbung ihrer Protoplasmen und Kerne zeigten, wie sie Heidenhain beschrieb und abbildete. Macht man Flächenschnitte parallel der Nierenkapseln, so sind es meistens die nicht ganz oberflächlichen, in denen jene zu Tage tritt, während in den dicht unter der Kapsel gelegenen meistens nur inselförmig die Lumina der sogenannten Schaltstücke mit krystallinischem Indigo erfüllt, die benachbarten gewundenen Kanälchen aber fast vollständig farblos sind. Sollte nicht auch hier trotz der Anwendung des Chlorkaliums jene Blaufärbung ein postmortales Phänomen sein? Sicherlich durchtränkt das Chlorkalium zunächst die oberflächlichen Schichten, die tiefern um so langsamer, als diese durch ihre Gewebsflüssigkeit einen neuen Concentrationsgrad der Kaliumlösung bedingt. Spaltet man die Niere, bevor man sie in letztere legt, der Länge oder Quere nach, und fertigt dann Schnitte von den oberflächlichsten der Einwirkung jenes direct ausgesetzten

Lagen, so fehlt oft die Blaufärbung der Zellen und ihrer Kerne, während sie in den tieferen Schichten wieder deutlich wird. Ich glaube nicht, dass ich in meinen Versuchen solche Stadien von unzureichender Einführung des Indigosalzes ins Blut vor Augen hatte, wie sie Heidenhain erwähnt, da die Nieren in fast allen Fällen durchaus gleichmässig gefärbt waren, die Lumina der gewundenen Kanälchen auch meistens Indigo führten, also jedenfalls in lebhafter Secretion begriffen waren.

Noch einiger Allgemeinerscheinungen bei directer wie indirecter Einführung von Farbstoffen möchte ich hier Erwähnung thun. Zunächst des Verhaltens der Leber. Ich habe oft Indigoeinspritzungen ins Blut gemacht (bei Kaninchen und Tauben), ohne auch nur eine Andeutung von Blaufärbung der Leber zu finden, während die Nieren von Indigo strotzten; in andern Fällen, bei Tauben, war die Leber intensiv gefärbt, während die Nieren viel weniger sich an der Ausscheidung betheiligten. In fast allen Fällen, in denen ich den Indigo durch die Lungen dem Körper einverleibte, fehlte jede Spur der Ausscheidung durch die Leber, während die Nieren sich ungemein schnell und energisch an derselben betheiligten. Nach Einbringung des Farbstoffs durch den Magen oder per rectum blieb die Ausscheidung durch die Nieren meistens, jedoch nicht immer, aus, während eine Ausscheidung durch die Leber nie erfolgte. Am sichersten und auch noch in anderer Beziehung interessant war der Erfolg nach Einspritzung ins Peritoneum. Während ich nämlich nach indirecter Einführung nie eine Färbung der Haut wie der Conjunctiva beobachtete, erfolgt dieselbe nach Einspritzung ins Peritoneum bei Tauben meistens ungemein schnell. Schon nach Verlauf einer halben Stunde, deutlicher noch nach einer Stunde, erscheinen die Thiere fast so intensiv gefärbt, wie nach unmittelbarer Injection ins Blut. Bei Kaninchen, denen ich wohl 20 Ccm. Indigolösung in den Peritonealsack injicirte, färbten sich die Hautdecken nie. Aber auch hier ist die Betheiligung der Organe eine verschiedene; zuweilen führen die Nieren nur wenig Indigo, während die Leber intensiv gefärbt ist. Fängt man das Blut solcher Thiere, denen Indigo in die Trachea oder ins Peritoneum injicirt wurde, auf, so sammelt sich über dem Blutkuchen stets ein mehr oder weniger blaugrünes, also indigohaltiges Serum. Von dem Peritoneum ist es hinlänglich erwiesen, dass dasselbe einen Lymphsack bildet; es darf uns daher kaum überraschen, dass seine Erfüllung mit

Indigo fast ebenso wirkt, wie die directe Einspritzung ins Blut. Auffallend aber bleibt es immer, dass die Einspritzung ins Peritoneum bei Kaninchen nicht den gleichen Erfolg hat. Bei Tauben trat derselbe schon nach Einspritzung von 5 Ccm. ein, während Kaninchen selbst nach Injection von 20—25 Ccm. wohl sehr schnell (meistens schon nach 15 Minuten) einen ungemein intensiv blauen Harn entleerten, selbst aber keine Färbung der Hautdecken zeigten. Weniger sicher ist das Verhältniss der Lungen zu den Lymphbahnen. Im Jahre 1870 hat, soviel ich weiss, Sikorski zuerst in einer vorläufigen Mittheilung in dem Centralblatt für die med. Wissenschaften pag. 818 die Ansicht ausgesprochen, dass die Lungenalveolen direct mit den Lymphgefässen communiciren. Eine ausführlichere Angabe über seine Untersuchungen, wie er sie in Aussicht stellte, habe ich nicht zu Gesichte bekommen. Später hat 1872 Buhl in seinen Briefen über Lungenentzündung u. s. w. dieselbe Ansicht aufgenommen und sie pathologisch verwerthet. Nach meinen eigenen Erfahrungen scheint manches für die Richtigkeit derselben zu sprechen. Zunächst ist es auffallend, dass wenn man Kaninchen gefärbte Lösungen in die Trachea einspritzt (sie vertragen dieselbe recht gut und in nicht unerheblichen Mengen), die Ausscheidung des Farbstoffs ungemein schnell erfolgt, und dass, wenn man die Thiere 1—2 Stunden darauf tödtet, die Lungen oft ganz unverhältnissmässig wenig von letzterem enthalten. Tödtet man die Thiere durch Erstickung vor Eröffnung des Thorax (Zubinden der Trachea), entfernt die Lungen in diesem lufterfüllten Zustand vorsichtig und legt sie, mit einem angehängten Gewicht beschwert, in absoluten Alkohol, so sind sie meistens nach 24 Stunden fest genug, um feine Schnitte von ihnen fertigen zu lassen. In diesen überzeugt man sich nur leicht, dass bei weitem der geringere Theil als feste Partikel in den Lungenalveolen liegen, dass ihre Epithelzellen vollkommen ungefärbt sind, dass die Hauptmasse des Farbstoffs ein äusserst unregelmässiges Netz in dem interstitiellen Gewebe bildet, zuweilen gestaltet sich jenes sogar, so besonders in dem die grösseren Blutgefässe begleitenden Bindegewebe zu einer ziemlichen Regelmässigkeit. Bisher ist es mir jedoch nie geglückt, auch die ausserhalb der Lunge im Thorax verlaufenden Lymphgefässe deutlich gefärbt zu finden. Ich kann die in dieser Richtung von mir angestellten Untersuchungen noch nicht als abgeschlossen ansehen, manches aber, wie aus dem Gesagten ersichtlich, spricht sehr für die Richtigkeit der von Sikorski

gemachten Angabe. Sind wir aber berechtigt, die Lungenalveolen gleich dem Peritoneum als Erweiterungen oder Anfänge der Lymphbahnen zu betrachten, dann erklärt sich der nachweislich unveränderte Uebergang des Indigo ins Blut, seine sichere und schnelle Ausscheidung durch die Nieren gar wohl.

Nach Allem, was ich über die Ausscheidung der direct oder indirect eingebrachten Farbstoffe mittheilte, ergiebt sich, dass das Carminammoniak sich niemals, das indigoschwefelsaure Natron bei Einspritzung ins Blut stets bei indirecter Einführung wenigstens spurweis in den Drüsenzellen nachweisen lässt. Sind wir aber hieraus wohl berechtigt den Schluss zu ziehen, dass sich diese an der Ausscheidung des Carmins gar nicht betheiligen? Der Entdecker der Imbibitionsmethode, Gerlach, hat bereits darauf aufmerksam gemacht, das an lebenden Zellen das Carmin gar nicht haftet, und dass selbst in den abgestorbenen sich zunächst die Zellenkerne, später erst die Zellenmasse färbt, und doch muss der Farbstoff erst letztere passiren, um jene zu treffen; es bleibt daher immer wohl denkbar, dass auch während des Lebens das Carmin die Drüsenzellen durchsetzt, in ihnen aber nicht die für seine Fixirung günstigen Bedingungen vorfindet. Anders allerdings müsste sich dann das Protoplasma dem Indigo gegenüber verhalten, auch im Leben müsste jenes die Bedingungen enthalten, diesen länger festzuhalten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IVa.

a, a, Längsverlaufende gewundene Harnkanälchen in verschiedenen Stadien der Füllung.

b, b, b, Querschnitte gewundener Harnkanälchen in verschiedenen Stadien der Füllung.

c Malpighi'sches Gefässknenel mit Kapsel.

d Gefülltes gestrecktes Harnkanälchen.

e Querschnitt eines gewundenen Harnkanälchens nach gleichzeitiger (oder schnell folgender) Einspritzung von Carmin und Indigo ins Blut.

Rhizopodenstudien.

Von

Franz Eilhard Schulze.

III.

Hierzu Taf. V, VI und VII.

Euglypha, Dujardin.

Im Jahre 1841 hat Dujardin[1]) die von ihm neu aufgestellte Gattung Euglypha mit folgenden Worten characterisirt: »Animal sécrétant un têt diaphane, membraneux, resistant, de forme ovoïde allongée, arrondi à une extrémité et terminé à l'autre extrémité par une très large ouverture trouquée, à bord dentelé, orné de saillies ou d'impressions regulières en series obliques. Expensions filiformes nombreuses simples.« Innerhalb dieser Gattung führt er zwei Species auf, nämlich Eugl. tuberculata, Duj., welche mit rundlichen äusseren Höckern der Schale, und Eugl. alveolata, Duj., welche mit regelmässigen, vier- oder sechseckigen Eindrücken der Schale versehen sein soll. Am Hinterrande der Schale hat er zuweilen mehrere (bis zu fünf) stachelähnliche Fortsätze bemerkt. Uebrigens giebt er die Möglichkeit zu, dass die beiden von ihm als Arten unterschiedenen Formen vielleicht nur den Werth von Varietäten haben mögen, also zu einer Species zusammengezogen werden können.

Von Ehrenberg, welcher seit jener Zeit eine Anzahl leerer Euglypha-Schalen mit, wie es scheint, sehr verschiedenen Skulptur- und Structurverhältnissen beschrieben und (leider nur ungenügend)

1) Infusoires p. 251.

abgebildet hat[1]), wurde jedoch die Gattung Euglypha nicht anerkannt, sondern die dazu gehörigen Formen zu der älteren Gattung Difflugia gezogen.

Perty hat im Jahre 1852[2]) sechs Arten, nämlich Eugl. tuberculata, Dujardin, E. alveolata, Duj., E. laevis, Perty, E. setigera, Perty und als Species dubiae E. curvata, Perty und E. minima, Perty aufgeführt und zum Theil mit ebenfalls ungenügenden Abbildungen dargestellt.

Claparède und Lachmann haben später[3]) nur eine Art, welche sie als Euglypha tuberculata, Dujardin bezeichnen, auffinden können, in welcher sie übrigens einen Kern und eine pulsirende Vacuole erkannten. Sie vermuthen jedoch, dass sowohl Eugl. alveolata, Duj. als auch Eugl. laevis, Perty und Eugl. setigera, Perty mit der Eugl. tuberculata Dujardin's identisch seien und dass weder die von Perty als Eugl. curvata bezeichnete Form, noch die durchaus fragliche Eugl. minima Perty's überhaupt in diese Gattung gehören.

Unterdessen hatte Carter[4]) in England und zum Theil auch in Indien (Bombay) die von ihm als Euglypha alveolata, Dujardin bezeichnete gemeine Form, sowie drei neue in dasselbe Genus gestellte seltenere Arten Eugl. compressa, Carter, Eugl. spinosa, Carter und Eugl. globosa, Carter studirt und bei allen vieren im hinteren Theile des Weichkörpers einen hellen kugeligen Kern mit Kernkörperchen aufgefunden, die Schale aber aus regelmässig geordneten Platten zusammengesetzt gesehen. Zur Gattung Euglypha glaubte Carter auch noch das von Dujardin als Trinema acinus beschriebene Thier stellen zu müssen und gab demselben den Namen Euglypha pleurostoma.

Fast gleichzeitig hatte auch Wallich[5]) an der in mehreren Varietäten beobachteten Eugl. alveolata, Duj. die Zusammensetzung des Panzers aus sich mit den Randtheilen deckenden Platten erkannt,

---

1) z. B. in den Abhandlungen der Berliner Akademie vom Jahre 1841 »Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Nord- und Süd-Amerika« und zuletzt noch in dem »Bericht der zweiten deutschen Nordpolfahrt«, Bd. II, Abth. 1, 1874.

2) Zur Kenntniss der kleinsten Lebensformen, p. 187 u. Pl. VIII.

3) Etudes sur les infusoires et rhizopodes. 1868. p. 456—457.

4) On freshwater rhizopods of England and India. Annals of natural hist. 1864, Vol. XIII, p. 18, und 1865, Vol. XV, p. 290.

5) Annals of natural history. 1864, Vol. XIII, p. 215.

und die mit ähnlichem Panzer versehene Trinema acinus, Duj. (= Difflugia enchelys, Ehrenberg), sowie Schlumberger's Cyphoderia margaritacea und M. Schultze's Lagynis baltica zur Gattung Euglypha gezogen.

Wenn wir die Ausdehnung des Gattungsbegriffes Euglypha nach dem von Dujardin aufgestellten Character (ohne Berücksichtigung der von ihm noch nicht erkannten feineren Structureigenthümlichkeiten) begrenzen wollen, so haben wir zunächst alle diejenigen Formen auszuschliessen, deren Schale nicht eine »breite quer abgestutzte Oeffnung mit gezähntem Rande« besitzt, also jedenfalls die mit glatter kreisrunder Schalenöffnung versehene Trinema acinus, Duj., Cyphoderia margaritacea, Schlumberger. Anders steht es mit Eugl. globosa, Carter und Eugl. spinosa, Carter. Zwar besteht hier nach der Angabe des Entdeckers eine spaltenförmige glattrandige Oeffnung, aber es ist mir aus weiter unten mitzutheilenden Gründen sehr wahrscheinlich, dass wenigstens bei Eugl. globosa der von Carter beschriebene und auch von mir gesehene häutige glattrandige, die spaltenförmige Oeffnung umgebende Saum nicht den gewöhnlichen eigentlichen Mündungsrand darstellt, sondern nur ein accessorisches Gebilde ist, während der eigentliche Mündungsrand der Schale selbst wahrscheinlich auch hier gezackt ist. Etwas Aehnliches findet sich wahrscheinlich auch bei Eugl. spinosa, Carter, welche ja bis auf die Bildung der Mündung der Eugl. compressa, Carter, sehr gleicht.

Demnach bleiben, wenn wir mit Claparède und Lachmann annehmen, dass Eugl. alveolata, Duj., laevis Perty und setigera Perty von Eugl. tuberculata, Duj. nicht wesentlich verschieden sind, und wenn wir die von Ehrenberg nur in leeren Schalen beobachteten und bei verhältnissmässig geringer Vergrösserung gezeichneten Formen hier nicht berücksichtigen, als sicher nur folgende beiden Arten, Eugl. alveolata, Duj. und Eugl. compressa, Carter, und als nachweislich hierhergehörig Eugl. globosa, Carter und Eugl. spinosa, Carter übrig.

Von diesen habe ich nun selbst drei, nämlich Eugl. alveolata, compressa und globosa, studiren können.

Euglypha alveolata, Dujardin.

Taf. V, Fig. 1 und 2.

Wenngleich mir wie Claparède und Lachmann die von Dujardin als besondere Arten unterschiedenen Eugl. alveolata und tuberculata nicht wesentlich different zu sein scheinen, so will ich doch zur Bezeichnung der vereinigten Formen nicht wie jene beiden Forscher den Speciesnamen tuberculata, sondern mit Carter und Wallich die Bezeichnung alveolata wählen, und zwar deshalb, weil die in Fig. 9 und 10 auf Pl. 2 der Infusoires von Dujardin dargestellten Schalen seiner Eugl. alveolata besser den Bau der meisten von mir gesehenen Panzer wiedergeben, als die in Fig. 7 und 8 weniger deutlich gezeichneten Schalen seiner Eugl. tuberculata. Die Annahme rundlicher Buckel bei dieser letzteren scheint mir ebenso wie die vertiefter Facetten bei Eugl. alveolata auf einer optischen Täuschung zu beruhen, welche übrigens besonders bei der Betrachtung lebender Thiere leicht entstehen kann. Auch lehrt eine Vergleichung der Randconturen an den Figuren 7, 8 und 9 von Dujardin, von denen die beiden ersten seiner Eugl. tuberculata, die letztere seiner Eugl. alveolata entspricht, dass beide Formen etwas nach aussen vorspringende Panzerstücke zeigen und nicht etwa die letztere da Vertiefungen besitzt, wo die erstere Vorsprünge hat.

Nach meiner Beobachtung stellt der Panzer von Euglypha alveolata ein glashelles, sackförmiges, drehrundes, nach hinten zu sich ein wenig erweiterndes, dann aber mit einer halbkugeligen Wölbung blind endigendes starres Gehäuse dar, an dessen quer abgestutztem vorderen Ende sich eine grosse runde Oeffnung findet. Die Länge desselben beträgt etwa 0,06, die grösste Breite 0,025, die Oeffnungsweite 0,018 Mm.

Nach der Angabe von Carter und Wallich ist der ganze Panzer aus schräg laufenden Reihen rundlicher oder ovaler Platten zusammengesetzt, welche sich mit ihren Rändern theilweise decken. Ich kann diese interessante Entdeckung der englischen Forscher durchaus bestätigen. Die entweder ganz kreisrunden oder mehr elliptischen, durchschnittlich circa 0,0045 Mm. breiten dünnen Kieselplatten sind in schräg laufenden parallelen Spiralen angeordnet. Sie decken sich gegenseitig mit ihren Rändern in der Weise, dass immer der dem blinden hinteren Ende der Schale zugewandte Randtheil jeder Platte etwas mehr nach aussen, der der Schalenöffnung

zu gelegene dagegen mehr nach innen vorspringt, und demnach der Hinterrand jeder Platte den Vorderrand der nächst hinteren Platte oder Platten dachziegelförmig deckt. Am besten kann man sich von dieser Lagerungsweise der Platten überzeugen, wenn man eine leere Schale durch Druck auf das Deckgläschen zersprengt und an den Rissstellen die Art und Weise beobachtet, wie sich die Platten bei verstärktem Drucke von einander abheben. Stets wird man die der Oeffnung näher liegende, also vordere Platte mit ihrem hinteren Rande von den dahinter liegenden Platten nach aussen sich abheben sehen. Auch spricht das Bild, welches man bei der Betrachtung des Seitenprofiles oder des optischen Längsschnittes einer leeren Schale erhält, durchaus für diese Auffassung, obgleich wegen des starken Lichtbrechungsvermögens der Platten eine Entscheidung hiernach allein kaum zu treffen wäre.

In Betreff der Plattenform bemerkt Carter, dass er an den in England studirten Exemplaren von Eugl. alveolata die Platten ganz kreisrund gefunden habe, so dass bei der theilweisen Ueberlagerung der Randparthien regulär sechsseitige, durch lancettförmige Zonen geschiedene Flächen entstanden, während bei den in Bombay beobachteten die Platten mehr längsoval waren und deshalb die gebildeten Facetten weniger regulär erschienen. Ein solches Differiren ist mir an den Thieren auch ein und desselben Fundortes häufig vorgekommen. Gewöhnlich erschienen an den in Rostock, in Rabenau bei Dresden und in Graz von mir untersuchten Exemplaren die Facetten, entsprechend der ganz oder annähernd kreisrunden Begrenzung der Platten mehr oder minder regulär sechseckig (Fig. 1), zuweilen aber fast ganz viereckig (Fig. 2). Aehnliche Unterschiede finde ich schon in den Abbildungen Dujardin's, l. c. Fig. 9 und 10, angedeutet; sie sind auch nicht selten an ein und demselben Panzer wahrzunehmen, indem die der Oeffnung näher gelegenen Facetten viereckig, die hinteren sechseckig erscheinen. Gewöhnlich liegen die sechseckigen so, dass eine Seite rechtwinklig zur Längsaxe der Schale gerichtet ist (Fig. 1); jedoch scheint auch der Fall bisweilen vorzukommen, dass eine Seite der Längsaxe parallel liegt.

Ein besonderes Interesse nehmen die zur Begrenzung der kreisförmigen Mündung dienenden Platten in Anspruch. Ihre Zahl scheint nicht constant zu sein. Gewöhnlich konnte ich neun zählen, zuweilen fand ich auch weniger. Sie ragen mit einer vorderen Spitze, deren bei stärkeren Vergrösserungen feingefügt erscheinende Seitenränder

einen breiten gothischen Bogen formiren, frei vor, und lassen entsprechende Kerben zwischen sich, durch welche die Pseudopodien vorgestreckt werden.

Schon von Dujardin wurden an dem hinteren gewölbten Endtheile der Schale bei einzelnen Individuen mehrere (bis fünf) frei vorspringende lange spitze Zacken bemerkt. Mit Recht wurden dieselben trotz ihrer Auffälligkeit wegen der Unbeständigkeit ihres Vorkommens, sowie wegen der Variabilität ihrer Zahl und Stellung weder von ihm noch von den meisten späteren Beobachtern als Kennzeichen einer besonderen Art, sondern nur als variable Bildungen ohne typische Bedeutung angesehen. Es sind schmale, von einem etwas dickeren Basaltheile allmählich spitz auslaufende Fortsätze des aussen vorspringenden Endtheiles einzelner, etwa auf der Grenze zwischen der Seitenwand und der hinteren halbkugeligen Wölbung des Panzers gelegener Platten. Die meisten Zacken stehen fast in gleicher Höhe und in annähernd gleichem Seitenabstande von einander, und ragen, den Durchmesser ihrer Basalplatte um das Vier- oder Fünffache an Länge übertreffend, nach hinten und etwas nach aussen gerichtet, etwa in der Verlängerung der von vorne nach hinten sich allmählich erweiternden Seitenwandung des Panzers frei über die halbkuglig gewölbte hintere Endfläche desselben vor. Gewöhnlich sind sie ganz gerade, bisweilen auch wohl ein wenig nach innen gebogen. Bei den von mir beobachteten Thieren fehlten sie entweder gänzlich oder sie waren in verschiedener Zahl, von 1—6, vorhanden; zuweilen waren einzelne ganz oder zum Theil abgebrochen. Carter hat einmal bei einem Thiere zwölf solcher Zacken gesehen.

Als ein besonders interessanter, auch schon von den früheren Beobachtern bemerkter Umstand verdient hervorgehoben zu werden, dass man gar nicht selten innerhalb eines völlig wohlgebildeten Panzers, möge derselbe nun den Weichkörper des Thieres noch enthalten oder leer sein, eine grössere Zahl isolirter Platten der nämlichen Form und Grösse liegen sieht, wie sie den Panzer selbst zusammensetzen. Diese inneren, wahrscheinlich zur Bildung einer neuen Schale bestimmten Platten finden sich bei lebenden Thieren der Oberfläche des Weichkörpers unmittelbar aufliegend, in einer einzigen, der Panzerfläche annähernd parallelen Schichte. In den leeren Schalen, wo man sie häufig findet, liegen sie gewöhnlich weniger ordentlich, oft zu Paqueten zusammengeschoben, in den

mittleren Regionen nahe der Seitenwandung. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass von Zeit zu Zeit eine Neubildung der ganzen Hülle mit Abwerfung der älteren, gleichsam eine Art Häutung, stattfindet.

In Betreff des Weichkörpers ist zunächst zu bemerken, dass derselbe die starre Kieselhülle nicht vollständig ausfüllt, sondern sich nur mit mehreren spitzen Fortsätzen an dessen Innenwand anheftet. Ein verhältnissmässig weiter Zwischenraum findet sich zwischen ihm und der Schale, besonders im vorderen Drittheil, wo der Weichkörper verschmächtigt erscheint; dagegen liegt er dem Mündungsrande der Schale stets unmittelbar an.

An dem ganzen Protoplasmaleibe lassen sich drei Regionen unterscheiden, welche indessen keineswegs scharf von einander getrennt sind, eine hintere mit wenig getrübter, fast hyaliner Masse, in deren Mitte der grosse wasserhelle kugelige Kern; dann eine mittlere, durch viele gröbere dunkle Körnchen und etwa aufgenommene Nahrungsmittel getrübte und meistens ganz undurchsichtige Zone, welche bisweilen noch den vorderen Theil des Kernes verdeckt; und endlich ein vorderer, etwas dünnerer Abschnitt mit geringer feinkörniger Trübung, welcher die eine oder mehrere pulsirenden Vacuolen enthält und häufig auch noch Nahrungsmittel einschliesst.

Eine nähere Besprechung verdient der Kern und die pulsirende Vacuole. Ersterer ist von auffallender Grösse (etwa 0,01 Mm. Durchmesser) und ganz wasserhell. In dem hinteren durchsichtigeren Theile des Protoplasmakörpers grenzt sich seine Peripherie scharf und deutlich ab. Eine doppelt conturirte Kernmembran wird jedoch erst durch Essigsäure nachweisbar. In den meisten Fällen habe ich mich vergeblich bemüht, am lebenden Thiere ein Kernkörperchen zu entdecken; nur hin und wieder waren etwa im Mittelpunkte des Kernes einige, 2—4, kleine dunklere rundliche, nebeneinander liegende Körperchen zu sehen, welche dann nach Essigsäurezusatz scharf und deutlich hervortraten und wohl als Kernkörperchen gedeutet werden müssen.

Die pulsirende Vacuole (denn so und nicht »Blase« muss ich sie ihrer Membranlosigkeit wegen nennen) ist kugelig gestaltet. Sie pflegt in dem vorderen Abschnitt des ganzen Weichkörpers, doch nahe der dunkleren Mittelzone, zu liegen. Ich konnte mich nicht nur von ihrem regelmässigen Pulsiren überzeugen, sondern auch

durch eine Reihe von Zählungen die Zeit, welche von einer Systole bis zur nächsten verstreicht, genau bestimmen. Dieselbe betrug bei einer Temperatur von 16° Réaumur ziemlich constant 90 Secunden. Innerhalb einer Viertelstunde differirte der Puls nur um höchstens 2—3 Secunden. Die Art der Pulsation stimmt durchaus mit der bei anderen Rhizopoden bekannten überein. Auf ein fast plötzliches Collabiren folgt ein allmähliches Sammeln heller Flüssigkeit an der nämlichen Stelle, bis nach dem Erreichen des höchsten Füllungsgrades wieder ein schneller Collapsus eintritt und so fort.

Die aus der vorderen grossen Panzeröffnung zwischen den Zacken hervortretenden Pseudopodien fand ich durchaus hyalin und körnchenlos, sich häufig spitzwinklig theilend und in feine Spitzen auslaufend, ohne Neigung zum Verschmelzen. Sie werden gewöhnlich in grösserer Anzahl hervorgetrieben und vermitteln eine ziemlich schnelle Fortbewegung des Thieres.

Euglypha compressa, Carter.

Taf. V. Fig. 3 und 4.

Carter beschreibt in dem erwähnten Aufsatze »über Süsswasserrhizopoden Englands und Indiens« (Annals of natural history. 1864. Vol. XIII) eine seitlich stark comprimirte Euglypha, von deren Gehäuse er Folgendes aussagt: »terminating in a sutural edge all round, except at the aperture which is 10—12 dentic, composed of elongated hexagonal scales in juxtaposition, except at the aperture where theire free ends are pointed, furnished with about 20 hairs or the sutural line.« Er giebt ihr den Namen Euglypha compressa.

In dem grösseren Bassin des zoologischen Gartens in Graz habe ich im vorigen Herbste einige Male ein Thier gefunden, welches zweifellos, wie besonders die Vergleichung der Abbildungen zeigen wird, dieser Art angehört, an dem ich aber doch Einiges von der Carter'schen Beschreibung abweichend fand. Dieser 0,1 Mm. lange, halb so breite und circa 0,028 Mm. dicke Rhizopode war zwar an dem Seitenrande ziemlich schmal, aber eine Naht, von der Carter spricht, habe ich an dieser Kante nicht finden können. Die Zahl der um die lancettförmige Mündung frei vorstehenden Zacken fand ich etwas grösser als Carter, etwa 15—16. Auch die Anzahl der neben der schmalen Seitenkante jederseits in unregelmässigen Abständen und verschiedener Richtung, aber in ziemlich gerader Reihe

stehenden langen, schmalen und spitzen Stacheln übertraf bei meinen Exemplaren die von Carter angegebene (20) ziemlich bedeutend.

Von den zum Aufbau des Panzers verwandten Platten sagt Carter, dass sie langgezogen sechseckig seien und seitlich mit ihren Rändern aneinanderstossen. Der Eindruck, welchen ich bei allerdings nur ungünstigen Beobachtungsverhältnissen gewonnen habe, war, dass auch hier wie bei Euglypha alveolata rundliche Platten sich mit ihren Rändern theilweise decken und dadurch sechseckige Facetten mit lancettförmigen Zwischenzonen gebildet werden.

Hinsichtlich der Formation und des inneren Baues des Weichkörpers stimmen meine Beobachtungen mit Carter's Wahrnehmungen fast vollständig überein. Hier wie bei Eugl. alveol. liess sich im hinteren wenig getrübten Theile ein grosser wasserheller kugeliger Kern erkennen; der mittlere Abschnitt erschien durch viele stark lichtbrechende Körnchen sowie durch Nahrungsstoffe stark getrübt, der vordere wiederum heller und mehr von der Schale zurückgezogen, während er an der Mündung derselben ihr stets direct anlag. Im Innern des deutlich abgegrenzten Kernes konnte ich nicht, wie Carter, ein einziges dunkles Kernkörperchen, sondern nur mehrere blasse rundliche Gebilde erkennen. Die entweder einfach oder doppelt vorhandene pulsirende Vacuole fand sich an der Grenze zwischen dem mittleren und vorderen Abschnitt des Weichkörpers. Die Pseudopodien waren hyalin, körnchenlos, spitzwinklig getheilt, sehr dünn und lang.

Euglypha globosa, Carter.

Taf. V, Fig. 5—8.

Wenngleich das von Carter als Euglypha globosa beschriebene Thier wegen des eigenthümlichen membranösen, keilförmigen, glattrandigen Saumes, welcher von dem Oeffnungsrande des kugelig gestalteten, aus rundlichen, etwas übergreifenden Platten zusammengesetzten Panzers vorsteht, zunächst gar nicht der durch einen zackigen Mündungsrand ausgezeichneten Gattung Euglypha anzugehören scheint, so glaube ich doch, wie schon oben erwähnt wurde, Grund zu der Annahme zu haben, dass jener membranöse Saum nicht etwas Beständiges, sondern nur eine accessorische, vielleicht für eine Art Ruhezustand bestimmte Bildung sei. Zu dieser Ueberzeugung führte mich einerseits der Umstand, dass ich neben der

gesäumten Form in dem nämlichen Teiche eine andere von der gleichen Grösse und übereinstimmendem inneren Baue auffand, welcher der Saum fehlte und welche statt dessen die charakteristischen Mündungszacken einer Euglypha zeigte (Taf. I, Fig. 7), sowie ferner das schon von Carter besonders hervorgehobene beständige Fehlen von Pseudopodien an den gesäumten Thieren, während solche bei den gezacktrandigen Formen in der bekannten spitzwinklig getheilten Gestalt und körnchenlos gesehen wurden.

Bei beiden Formen ist der Panzer drehrund und weicht von der Kugelform nur durch das etwas ausgezogene Vorderende ab. Die Maasse der Länge und Breite sind 0,04 und 0,034 Mm. Die Gestalt der einzelnen Platten ist bei beiden annähernd kreisförmig, so dass durch ein gleichmässiges Uebereinandergreifen der Randpartien ziemlich reguläre sechseckige Facetten gebildet werden. Auffallend war es mir, dass bei einem, auf Taf. V in Fig. 5 abgebildeten, saumführenden Thiere diese Sechsecke so orientirt waren, dass eine Seite quer zur Längsaxe gerichtet war, während bei der saumlosen gezacktrandigen Form eine Seite der Sechsecke der Längsaxe parallel lag. Doch erscheint dieser Unterschied schon aus dem Grunde nicht gewichtig, weil Carter bei der Abbildung seiner mit einem Saume versehenen Eugl. globosa die Sechsecke gerade so zeichnet, wie ich sie bei meiner saumlosen sah.

Während nun bei ungesäumten Thieren der Panzer vorne quer abgestutzt mit einer rundlichen, von circa neun freien Endzacken gebildeten Mündung endet, geht bei der anderen das zu einer langgezogenen Ellipse seitlich zusammengedrückte Vorderende des Plattenpanzers in ein helles membranöses, structurloses Volum über, welches eine von beiden Seiten keilförmig zusammengedrückte, nach dem freien Ende zu keilförmig verbreiterte Gestalt hat (Taf. V, Fig. 5 u. 6) und an der vorderen zugeschärften Kante entweder eine sehr schmale Spalte erkennen lässt oder ganz geschlossen erscheint. Auch den inneren Weichkörper sah ich bei den mit keilförmigem Mundsaume ausgerüsteten Thieren stark zusammengezogen, bei den anderen nur am vorderen Dritttheil etwas contrahirt. Bei beiden liessen sich übrigens die schon bei Eugl. alveolata und compressa erwähnten drei differenten Regionen deutlich unterscheiden, deren hinterste mehr gleichmässig hyaline stets den grossen hellen kugeligen Kern enthielt, in dem ich jedoch das von Carter erwähnte centrale dunkle Kernkörperchen nicht wahrnehmen konnte. Nur bei der gezackt-

randigen Form fand ich auf der Grenze zwischen der dunkelkörnigen mittleren und der durchsichtigeren vorderen Schicht eine pulsirende Vacuole, sowie einzelne Nahrungsmittel, bei der anderen konnte ich hiervon ebenso wenig wie Carter etwas entdecken. Auch dies scheint mir darauf hinzuweisen, dass jener, die Oeffnung ganz oder theilweise verschliessende keilförmige Saum nur eine für einen Ruhezustand gebildete Schutzkappe darstellt. Sollte sich diese meine Vermuthung nicht bestätigen — und gegen dieselbe spricht einigermassen das Fehlen einer solchen Schutzkappe bei nahe verwandten Arten — so könnte das mit diesem Saume versehene Thier wohl als Repräsentant einer eigenen Gattung hingestellt werden.

Ich will noch darauf aufmerksam machen, dass wir in der Euglypha globosa (Carter) möglicher Weise die Sphenoderia Schlumberger's[1]) vor uns haben. Mit Sicherheit lässt sich dies wegen der fehlenden Abbildungen nicht behaupten.

Ueber die von Carter beschriebene[2]) Euglypha spinosa, welche, abgesehen von dem nicht ganz deutlich dargestellten vorderen Mündungsrande, mit der Euglypha compressa sehr übereinstimmt, kann ich mich nicht äussern, da sie mir nicht zu Gesicht gekommen ist. Vielleicht haben wir in dieser Form nur eine Varietät oder einen Ruhezustand von Eugl. compressa zu sehen.

Trinema, Dujardin.

Mit der Gattung Euglypha stimmt die von Dujardin im Jahre 1836[3]) gegründete Gattung Trinema zwar hinsichtlich der Panzerstructur und der Weichkörperbildung fast vollständig überein, unterscheidet sich aber von derselben wesentlich durch die Formation und Lage der kreisförmigen Panzeröffnung. Diese ist ohne vorstehende Zacken, fast ganz glattrandig und liegt nicht am Vorderrande, sondern an der Seite.

Trinema acinus, Dujardin.

Taf. V, Fig. 9—11.

Das unter dem Namen Difflugia enchelys von Ehrenberg im Jahre 1838 in seinem grossen Infusorienwerke beschriebene und

1) Annales des sciences natur. 3 serie. Tom. III, p. 254.

2) Ann. 1865. Vol. XV, p. 290 und Pl. XII, Fig. 13.

3) Ann. des sciences nat. 1836.

daselbst Taf. IX, Fig. 4 abgebildete Thier war schon von Dujardin im Jahre 1836 als einzige Art seiner neugegründeten Gattung Trinema unter dem Speciesnamen acinus ziemlich treffend geschildert. Später, 1857, ist es von Carter zur Gattung Euglypha gezogen und als Euglypha pleurostoma bezeichnet worden, während Wallich den Namen Euglypha euchelys wählte. Von Claparède und Lachmann wurde dagegen in den Etudes sur les infusoires et les rhizopodes die alte von Dujardin herrührende Bezeichnung wieder aufgenommen, auch die Dujardin'sche Gattungscharacteristik mit Ausnahme der bestimmten Pseudopodienzahl gebilligt, indessen die Specialdiagnose auf folgende Eigenthümlichkeit gegründet: »Trinema, munie de trois vésicules contractiles formant une rangée transversale à l'équateur de l'animal, en avant des nucleus.«

Die Form des circa 0,038 Mm. langen und 0,019 Mm. breiten, aus glashellen rundlichen und mit ihren Rändern sich gleichmässig überlagernden Platten gebildeten Panzers ist zwar schon von Dujardin als eine länglich ovoide, vorne etwas gerader gestreckte und hier mit einer schrägen seitlichen Oeffnung versehene, im Allgemeinen richtig geschildert, indessen muss noch besonders hinzugefügt werden erstens, dass stets eine bedeutende Abflachung an einer (beim Kriechen dem Boden aufliegenden also) unteren Seite vorhanden ist, und zweitens, dass die Richtung der runden Oeffnung zur Längsaxe des Thieres bei den verschiedenen Individuen sehr variirt. Bald liegt dieselbe nämlich ganz in der Flucht der flachen Unterseite, bald stellt sie mehr eine schräge Abstutzung des Vorderrandes dar. Es ist wahrscheinlich, dass diese Richtung und Lage der Apertur von dem Alter und der Entwicklung des Thieres abhängt, wie auch Claparède und Lachmann meinen, welche l. c. p. 456 behaupten, dass bei jungen Individuen die Oeffnung mehr terminal und schräge zur Längsaxe gestellt, bei älteren ganz seitlich und dieser letzteren parallel gelegen sei.

Die circa 0,007 Mm. weite kreisrunde Oeffnung selbst wird durch den nach innen umgeschlagenen Randtheil der umliegenden Platten begrenzt und stellt demnach ein ganz kurzes Röhrenstück dar, welches nach innen zu quer abgestutzt endet, nach aussen sich trompetenartig erweitert. Bei der Betrachtung des Thieres von unten zeigt der Oeffnungsrand ein Abwechseln heller und dunkler Abschnitte, deren letztere den Eindruck kleiner nach innen gerichteter Vorsprünge machen.

Der dem Panzer nicht überall anliegende Weichkörper lässt die nämlichen drei Zonen erkennen, wie der von Euglypha. Der grosse wasserhelle kugelige Kern, welcher auch hier in dem hinteren Abschnitte gelegen ist, lässt zuweilen ein deutliches centrales Kernkörperchen erkennen. Von der Richtigkeit der von Claparède und Lachmann mit so grosser Bestimmtheit gemachten Angabe, dass für diese Species der Besitz von drei contractilen Blasen characteristisch sei, welche noch dazu in einer Querreihe vor dem Kerne liegen sollen, habe ich mich nicht überzeugen können. Ich fand im Gegentheile, dass die Zahl der allerdings stets vorhandenen aber verhältnissmässig kleinen pulsirenden Vacuolen sehr wechselt. Oft sah ich nur eine, häufig auch zwei oder drei. Als bemerkenswerth fiel mir auf, dass sie gewöhnlich nicht in der vorderen Zone oder etwa auf der Grenze zwischen dieser und der mittleren, sondern in der dunkelkörnigen Mittelzone dicht neben dem Kerne zu finden waren.

Die Pseudopodien sind sehr fein und oft spitzwinklig getheilt. Zuweilen sieht man nur ein einziges, häufig zwei oder drei, selten mehr; doch ist ihre Zahl keineswegs bestimmt begrenzt.

Cyphoderia margaritacea, Schlumberger.

Taf. V, Fig. 12—22.

Unter einigen im Jahre 1845 in den Annales des sciences nat. 3 serie. Tom. III, leider ohne Abbildungen von Schlumberger kurz characterisirten Süsswasserrhizopopen befindet sich auch ein in den Vogesen und im Jura gefundenes und Cyphoderia margaritacea genanntes Thier, dessen Bau und dessen Beziehung zu ähnlichen später von anderen Autoren erwähnten Formen, besonders wohl wegen des Mangels der Abbildungen bei dem Schlumberger'schen Aufsatze, lange Zeit unklar geblieben ist.

Die Characteristik der Gattung Cyphoderia, wie Schlumberger sie gegeben hat, lautet: »Animal secrétant une coque membraneuse, résistante, ovoide, allongée en avant, récourbée et rétrécie en forme de con, ornée de saillies en séries obliques; ouverture circulaire oblique, expensions très longues, filiformes, très déliées à l'extrémité simples ou rameuses.« Als für die einzige Species Cyph. margaritacea fügt er noch Folgendes hinzu: »Animal à tête résistant diaphane jaunâtre, ornée de nombreuses séries obliques régulières de petites perles. Longueur 0,066—0,14, largeur 0,03—0,064 mm.«

Uebrigens macht er auf das Variiren der Schalenform aufmerksam. Bei einzelnen Individuen erschien der Hals ganz rudimentär, bei anderen zeigte das hintere Ende statt der sonst gewöhnlichen breiten Abrundung einen abgestutzten kleinen schmalen Vorsprung.

Leere Schalen der von Schlumberger bezeichneten Form, aber ohne »perlenähnliche Höcker«, dagegen mit leicht gezähnelter Mündung beschrieb und zeichnete dann im Jahre 1852 Perty[1]) als eine Species dubia der Gattung Euglypha unter dem Namen Euglypha (?) curvata. Er hatte dieselbe bei Genf in Gräben und an Potamogeton natans, sowie am Simplon in einer Höhe von 4—5000 Fuss unter Moos in Quellen gefunden.

In seinem 1854 erschienenen Werke »über den Organismus der Polythalamien« gab M. Schultze eine mit Abbildungen versehene Darstellung eines von ihm in der Ostsee bei Greifswald aufgefundenen und Lagynis baltica genannten Thieres, dessen Schale er l. c. p. 56 als membranös, elastisch, retortenförmig, dessen Weichkörper er als farblos, durchsichtig, zu einer grossen Schalenöffnung wenige äusserst feine, hier und da verästelte Fortsätze aussendend und die Schale selten ganz ausfüllend bezeichnete. Auf die Aehnlichkeit der Form mit Perty's Euglypha curvata machte er noch besonders aufmerksam. In den zugehörigen Abbildungen, l. c. Taf. I Fig. 7 und 8, ist die Schale als durchaus hyalin und ganz structurlos dargestellt.

Stein[2]) hält die Cyphoderia marg. Schlumb., welche er sowohl bei Prag als in Sachsen und Preussen häufig in Torfsümpfen fand, für identisch mit der Lagynis Schultze's. An der Schale bemerkte er eine »mosaikartige Zusammensetzung aus feinen runden Körnchen«.

Ferner erwähnt Fresenius[3]) der Cyphoderia margaritacea Schlumberger's aus der Umgegend von Frankfurt und Walldorf. Er beschreibt sie kurz und fügt l. c. Taf. XII Fig. 28—36 einige von Dr. A. Schmidt in Frankfurt herrührende Zeichnungen hinzu.

---

1) Zur Kenntniss der kleinsten Lebensformen. 1852. p. 187 u. Taf. VIII, Fig. 21 a und b.

2) Ueber Süsswasserrhizopoden. In den Sitzungsberichten der Böhmischen Akademie. Januar 1857.

3) Abhandlungen der Senkenbergischen Gesellschaft. 1858. II. Band, p. 225.

Von dem Gehäuse des Thieres sagt Fresenius: »Die Facettirung ist sehr deutlich und elegant; bei starken Vergrösserungen macht dieselbe den Eindruck eines »Netzwerkes mit rundlichen sechseckigen Maschen. Das Gehäuse füllt das Thier mehr oder weniger aus.«

Eine sehr ausführliche Beschreibung der im südlichen Devon häufig gefundenen Cyphoderia marg. Schlumb. hat Carter[1]) im Jahre 1864 geliefert. Er stimmt zwar hinsichtlich der Schalenform mit Schlumberger überein, weicht aber in der Auffassung des feineren Baues derselben wesentlich von der Darstellung des Entdeckers und der späteren Beobachter ab, indem er angiebt, dass die Schale aus regulär sechseckigen, mit ihren Seitenrändern einander deckenden Platten zusammengesetzt sei und einen zackenlosen, aber mit rosenkranzartigen Verdickungen versehenen kreisrunden Mündungssaum besitze. In dem hinteren Theile des inneren Weichkörpers fand er einen hellen kugeligen Kern mit deutlichem centralen Kernkörperchen, sowie viele oblonge oder elliptische Körperchen. Eine pulsirende Vacuole konnte er in dem Körper selbst nicht entdecken, spricht aber von einer solchen, welche er in einem der fingerförmigen Protoplasmafortsätze bemerkt haben will, die von der Oberfläche des Weichkörpers zur Innenseite der Schale ziehen, um sich hier anzuheften.

In ähnlicher Weise fasst Wallich[2]) den Schalenbau des nämlichen, von ihm als Euglypha margaritacea benannten Thieres auf, indem er sagt: »In Euglypha margaritacea the line of fractures as invariably traverses the spaces between the discs, proving that they are the thickest and strongest portious of the structure.« Ferner giebt Wallich an, es seien diese »minute chitinoid discs so arranged, that each one is united to those surrounding it by six equidistant connecting bands«.

Meine Ueberzeugung, dass die sämmtlicheu hier kurz zusammengestellten Beschreibungen von Schlumberger, Perty, M. Schultze, Stein, Fresenius, Carter und Wallich sich auf eine und dieselbe, höchstens nach der Lokalität ein wenig nach dieser oder jener Richtung variirende Art beziehen, habe ich aus der Untersuchung von Thieren gewonnen, welche aus sehr verschiedenen Gegenden stammen, nämlich aus der Umgegend von Graz,

1) On freshwater Rhizopodes of England and India, in den Annals of nat. hist. III. ser. 1864. Vol. XIII.

2) Annals of natural history. III ser. Vol. XIII. 1864.

aus Rabenau bei Dresden, aus Rostock, aus der braakwasserhaltigen Warnemündung, aus der Ostsee vor Warnemünde und aus dem Kieler Hafen; und welche, obwohl nach mehreren Richtungen etwas divergirend, doch eine im Wesentlichen gleiche Organisation sowohl der Schale als des Weichkörpers zeigen. Ich werde daher den vom ersten Entdecker gegebenen Namen beibehalten, wenngleich dessen der Abbildungen entbehrende Beschreibung weder sehr genau noch ganz zutreffend erscheint.

Die Form und Grösse des Thieres variirt bemerklich nach dem Fundorte. Während die im Süss- und Braakwasser lebenden Thiere einen langgestreckten retortenförmigen Körper von 0,12—0,13 Mm. Länge (Taf. V Fig. 12—18) besitzen, bei dem sich die grösste Dicke zur Länge wie 1 zu 3 oder selbst wie 1 zu 4 verhält, erscheinen die in der freien Ostsee, $1/2$ Meile von Warnemünde in neun Faden Tiefe und am Grunde des Kieler Hafens lebenden weit gedrungener und auch absolut kürzer, nur etwa 0,08 Mm. lang (Taf. V Fig. 19 und 20). Wenn übrigens die von M. Schultze dargestellte Form, welche er in der Ostsee bei Greifswald, also wahrscheinlich vor der Ausmündung des Rick in den Greifswalder Bodden antraf, in ihrer äusseren Gestalt weniger mit meiner Ostseeform als mit meiner Braakwasser- und Süsswasserform übereinstimmt, so spricht dies doch keineswegs weder gegen meine Ueberzeugung von der Zugehörigkeit der von M. Schultze beschriebenen Thiere zu der von mir und Anderen beobachteten Cyphoderia, noch gegen die Abhängigkeit der Gestalt vom Salzgehalte des Wassers; denn in dem durch die Insel Rügen geschützten Greifswalder Bodden ist das Wasser schon ganz erheblich salzärmer als in dem offenen Meere vor dem westlich gelegenen Warnemünde oder in dem der Nordsee noch weit näher liegenden Kieler Hafen. Es dürfte wohl der durchschnittliche Salzgehalt des Wassers in der Warnemündung, in welche das freie Meer aus- und einfluthet, sich nicht sehr von demjenigen des Greifswalder Boddens vor der Rickmündung unterscheiden.

Die grössten Exemplare habe ich in Rabenau bei Dresden und in der Umgegend von Graz gefunden.

Indessen kann man auch an demselben Orte verschieden grosse, schwächer und stärker gebogene Individuen, Exemplare mit kürzerem oder mit längerem Halse, sowie mit einem mehr oder minder schräge abgestutzten Vorderende und einem mehr oder weniger gewölbten Hinterende finden.

Dass der Panzer aus einer chitinartigen Masse und nicht etwa aus Kieselsäure besteht, lehrt das Verhalten desselben gegen Flusssäure, von welcher derselbe durchaus nicht angegriffen wird.

Die eigentliche Structur des Panzers ist, wie schon aus den sehr differirenden Angaben der verschiedenen Forscher entnommen werden kann, ganz leicht zu ermitteln. Dass der Panzer nicht structurlos ist, davon kann man sich zwar bei Anwendung starker Vergrösserungen sehr bald überzeugen, aber wie die vorhandene Structur beschaffen ist, das lässt sich trotz der sehr scharfen und deutlichen Zeichnung, welche am Besten an leeren Schalen wahrzunehmen ist, schwer herausbringen. Das Bild, welches man bei Anwendung von 3/IX Hartnack à l'immersion erhält, habe ich in Fig. 12 und 13 der Taf. V wiederzugeben versucht. Man sieht eine gleichmässige Gitterzeichnung mit regelmässigen sechseckigen Maschen, deren eine Seite rechtwinklig zur Längsaxse des Thieres gerichtet ist. Die Balken dieses scheinbaren oder wirklichen Gitterwerkes erscheinen, wenn man gerade auf dieselben einstellt, dunkel, während die von ihnen umschlossenen sechseckigen Felder hell aussehen. Sobald man aber den Tubus ein wenig hebt, werden die Gitterbalken hell, dagegen die Sechsecke dunkel. Bisweilen lässt sich in den Ecken und auch wohl gerade in der Mitte jedes einzelnen Grenzbalkens je ein kleiner dunkler Punkt oder Kreis wahrnehmen. Den sechseckigen Facetten kommen bisweilen buckelförmige äussere Vorsprünge zu, welche schon in der Ansicht von der Fläche, deutlicher noch am Rande des Panzers in der Seitenansicht erkannt werden und die Vorstellung eines Perlenbesatzes erweckt haben mögen. Doch habe ich die Höcker durchaus nicht bei allen Thieren beobachtet. Deutlich ausgebildet fanden sie sich nur an den in Rabenau bei Dresden und in der Umgegend von Graz gesammelten Exemplaren; sie fehlten dagegen gänzlich im Süsswasser bei Rostock sowie bei den im Braakwasser und in der Ostsee gefundenen Individuen.

Die am unversehrten Thier zu beobachtende Zeichnung des Panzers kann nun ebensowohl auf eine Gitternetzbildung als auf eine Zusammensetzung des Gehäuses aus seitlich zusammenstossenden oder sich mit den Seitenrändern ein wenig deckenden Platten bezogen werden. Das erstere ist von Fresenius, das letztere von Carter und Wallich geschehen. Wallich führt zur Begründung seiner Ansicht noch besonders den Umstand an, dass er beim Zer-

brechen der Schale die Risslinien stets zwischen den Platten hinlaufen sah, während bei Schalen mit wahrer Gitternetzbildung, wie z. B. der Schale von Arcella, jeder Riss quer durch die sechseckigen Maschen hindurchgehe.

Ich muss gestehen, dass ich selbst lange zweifelhaft war, ob ich ein Gitternetz von Verdickungsleisten an der Innenseite einer dünnen Membran oder eine Zusammensetzung aus Platten annehmen solle. Erst die sorgfältige Betrachtung der Bruchstücke zerdrückter Schalen und die Beobachtung des Entstehens von Rissen während der Compression selbst hat mich zu der bestimmten Ueberzeugung geführt, dass der Panzer auch hier aus in schrägen Reihen angeordneten Platten besteht, welche in einzelnen Fällen mit den Seitenrändern etwas dachziegelförmig (Taf. V Fig. 12–15) übereinandergreifen, ähnlich wie bei Euglypha und Trinema, in anderen Fällen dagegen mit ihren Seitenrändern einfach aneinanderstossen (Taf. V Fig. 16). Der Umstand, dass an allen Bruchstücken stets die spitzen Ecken der einzelnen Platten an den Rändern vorstehen, und dass bei einem Risse, wie dem in Fig. 16 dargestellten, die Vorsprünge des einen Randes genau den entsprechenden Lücken des andern Randes gegenüberstehen und durchaus in diese hineinpassen, entfernt wohl jeden Zweifel. Uebrigens muss ich bemerken, dass ich es seiner Zeit versäumt habe, dasselbe Experiment mit den aus der Ostsee und dem Kieler Hafen erhaltenen Thieren anzustellen. Indessen wird wohl kaum ein Bedenken bestehen können, auch für jene etwas kleinere Varietät den nämlichen Schalenbau aus der Uebereinstimmung des Bildes der unversehrten Panzer zu folgern.

An dem rundlichen oder schwach oval verzogenen Mündungsrande der Schale sieht man gewöhnlich ein Abwechseln heller und dunkler Partien, welche bei schwächerer Vergrösserung eine rosenkranzähnliche Zeichnung bedingen.

An den grossen Rabenauer und Grazer Exemplaren konnte ich diese Zeichnung bei Anwendung starker Vergrösserung auf die etwas verdickten Endzacken der vordersten die Mündung umgebenden Platten zurückführen (Taf. V Fig. 12 u. 13).

Sehr eigenthümlich, jedoch, wie es scheint, von früheren Beobachtern nicht bemerkt, ist ein sehr zarter und völlig structurloser, kurzer membranöser Ringsaum, welcher von dem derben und etwas zackigen Rande gewöhnlich schräge nach aussen und vorne absteht (Taf. V Fig. 17—20), aber auch bisweilen etwas nach hinten

umgeschlagen sein kann (Taf. V Fig. 12 und 13). Am entwickeltsten sah ich diesen Ringsaum bei einem vom Grunde der Ostsee stammenden Thiere, welches an einem Steinchen mit der Oeffnung wie angesaugt festsass (Taf. V Fig. 20).

Schon M. Schultze hat darauf aufmerksam gemacht, dass der Weichkörper bei seiner Lagynis baltica selten das Gehäuse ganz ausfüllt, und dass sich von dem verdickten hinteren Theile des sackförmigen Protoplasmaleibes häufig vier fingerförmige oder leicht zugespitzte Fortsätze nach hinten erstrecken. In der That sieht man gerade den hintersten Binnenraum der Schale oft leer, d. h. nur mit Wasser erfüllt und nur von einigen, gewöhnlich vier und dann meistens ziemlich regelmässig gestellten schmalen spitzen Fortsätzen durchsetzt, welche von dem breiten Hinterende des mehr nach vorne gedrängten Weichkörpers bis an den hinteren Schalentheil hinziehen, um sich hier mit ihren spitzen Enden zu inseriren (Taf. V Fig. 18). Jedoch können auch gar nicht selten beliebige Zahl- und Stellungsverhältnisse dieser Zacken beobachtet werden. Eine durchaus constante Verbindung zwischen Weichkörper und Schale besteht nur an dem inneren Mündungsrande der letzteren.

Zuweilen erscheint auch der Weichkörper so voluminös, dass er die Schale mehr oder minder vollständig ausfüllt. Fast stets ist der vordere Theil des ganzen Protoplasmaleibes gegen den hinteren bedeutend verschmächtigt.

In der Mitte des kolbig verdickten hinteren Theiles finde ich stets einen grossen hellen kugeligen Kern, in welchem sich stets ein oder einige dunkele rundliche Kernkörperchen entweder schon im lebenden Thiere erkennen oder doch durch Anwendung wenig eingreifender Reagentien, z. B. schon durch Zusatz von Glycerin, deutlich machen lassen. Vor dem Kerne und häufig auch um ihn herum liegen rundliche oder eckige Körnchen von starkem Lichtbrechungsvermögen, welche auch bisweilen eine besondere dunkele Mittelzone des ganzen Weichkörpers formiren. In der vorderen, durch dunkele Körnchen weniger getrübten Partie des Protoplasmas zeigen sich in der Regel eine oder mehrere (gewöhnlich zwei) pulsirende Vacuolen von verschiedener Grösse.

Von dem der Schalenmündung anhaftenden vordersten Ende des Weichkörpers strahlen die nach meiner Beobachtung stets körnchenlosen, sich meistens mehrfach spitzwinklig theilenden und in feine Endspitzen auslaufenden Pseudopodien ab. Zuweilen habe ich

an denselben auch spindelförmige oder unregelmässig knotige Anschwellungen, indessen nur selten anastomotische Verschmelzungen beobachtet.

Von M. Schultze wurde als eine eigenthümliche Veränderung des Weichkörpers ein Zusammenziehen desselben zu einem kugeligen, noch den Kern enthaltenden, aber bedeutend verkleinerten Gebilde beschrieben, welches in der Mitte der im Uebrigen leeren Schale lag, l. c. Taf. I Fig. 8. Eine solche Kugel als einziger Ueberrest des Weichkörpers in der sonst leeren Schale ist auch mir gar nicht selten vorgekommen, indessen habe ich keinen directen Anhalt für die von M. Schultze ausgesprochene Vermuthung gewinnen können, dass man in derselben einen der Vermehrung vorausgehenden Ruhezustand sehen könne.

Von den aus der Kieler Bucht stammenden Exemplaren sah ich einige Male je zwei mit den Mündungen genau aneinander haften, eine Erscheinung, welche man bekanntlich bei Difflugien sehr häufig antrifft, deren Bedeutung jedoch trotz verschiedener Hypothesen bisher noch nicht mit genügender Sicherheit hat festgestellt werden können. Ich komme auf dieselben unten bei der Besprechung der Gattung Pleurophrys noch einmal zurück.

Cyphoderia truncata, nov. spec.

Taf. V Fig. 21 und 22.

In dem schlammigen Bodensatze eines Ostseewasseraquariums, in welchem nebst verschiedenen Pflanzen eine Anzahl Kruster längere Zeit lebend erhalten waren, fand ich einen bisher noch nicht beschriebenen Rhizopoden, den ich nicht anstehe in die Gattung Cyphoderia zu stellen, da er einen ganz ähnlich structurirten [1]) Panzer wie die so eben beschriebene Art und auch eine runde glattrandige Panzeröffnung besitzt, und sich nur dadurch von Cyphoderia margaritacea wesentlich unterscheidet, dass die Axe des Thieres nicht wie dort eine gebogene, sondern eine gerade Linie darstellt und die Ebene der Schalenmündung durchaus rechtwinklig zu ihr gerichtet ist.

1) Leider kann ich mich nur auf das durchaus gleiche Aussehen des unversehrten Panzers beziehen, da mir augenblicklich die Gelegenheit fehlt, mich durch Zertrümmerungsversuche auch hier von dessen Zusammensetzung aus Platten sicher zu überzeugen.

Die Gestalt des starren Panzers lässt sich einem einfachen drehrunden Kolben vergleichen, dessen oberes Ende ziemlich steil gewölbt ist, dessen grösste Breite etwa auf der Grenze zwischen dem oberen und mittleren Drittel liegt und dessen Durchmesser ziemlich continuirlich bis zum unteren quer abgestutzten Ende abnimmt. Geringe Variationen in der äusseren Form sind übrigens auch hier nicht selten. So kann z. B. die grösste Breite auch gerade in der Mitte liegen. Wenn ich die Form des Panzers drehrund nannte, so ist dies nur im Allgemeinen zu verstehen, denn es treten an seiner ganzen Oberfläche hier und da zwar nur kleine, aber wie es scheint für die Art typische Störungen in der Gleichmässigkeit der Biegung als unregelmässig vertheilte lokale Abflachungen und dellenartige Vertiefungen der Schale auf, welche niemals vermisst wurden. Die Entfernung vom Scheitelpol bis zur Mündung beträgt etwa 0,07, der grösste Dickendurchmesser 0,03, die Weite der kreisrunden Oeffnung 0,012 Mm.

Die Schale zeigt die nämliche Gitternetzbildung mit regulär sechseckigen Maschen, wie diejenige von Cyphoderia margaritacea. Auch der Bau des Mündungsrandes verhält sich ähnlich. Zwar konnte ich nur selten eine Andeutung von dem dort oft so entwickelten hyalinen Randsaume erkennen, fand aber stets ganz dieselbe Reihe von rechtwinklig zum Rande und in gleichen Abständen von einander gestellten, sich nach hinten keilförmig zuspitzenden dunkeln Linien. Auch hier habe ich mich bei der Betrachtung der Mündung von der Fläche sicher davon überzeugen können, dass diese dunkeln Linien nach innen in das Oeffnungslumen vorspringenden leistenförmigen Verdickungen entsprechen, dass also hier ebenfalls das Gitternetzwerk der Schale aus nach innen vorspringenden Verdickungsbalken der ursprünglich gleichmässig membranösen und hyalinen Schale besteht.

Die oben erwähnten Abflachungen und dellenartigen Vertiefungen der Schalenoberfläche rühren von kleinen Einbiegungen der Schale her, welche wahrscheinlich früheren oder noch bestehenden Anhaftungen von Weichkörperfortsätzen an deren Innenwand entsprechen, durch deren einfachen Zug nach innen sie erzeugt und dann bei stärkerer Festigung der Schale conservirt sind.

Der besonders in seinem hinteren und mittleren Abschnitte mit mehr oder minder dunkeln Körnchen reich durchsetzte Protoplasmakörper liess stets mehrere solcher zackenförmigen, mit der

Spitze an die Schaleninnenfläche sich anheftenden Fortsätze erkennen, welche jedoch, entsprechend dem meistens nur geringen Abstande des Weichkörpers von der Schale, nicht so schmal und lang wie bei den meisten Exemplaren von Cyphoderia margaritacea, sondern nur kurz waren und sich mit sehr breiter Basis erhoben. — In dem hinteren Theile des Weichkörpers sah ich gewöhnlich einen hellen kugeligen Kern durchschimmern; zum Erkennen der wahrscheinlich vorhandenen pulsirenden Vacuolen aber reichte die geringe Durchsichtigkeit des mittleren und vorderen Körperabschnittes nicht aus.

Die Pseudopodien erschienen wie bei sämmtlichen bisher besprochenen Monothalamien gleichmässig hell, körnchenlos und meistens spitzwinklig getheilt, schliesslich in feine Spitzen auslaufend. Hin und wieder konnten knotige Anschwellungen wahrgenommen werden.

Platoum parvum, nov. gen. et nov. spec.

Taf. VI Fig. 1—4.

In demselben Ostseewasseraquarium, in welchem die eben beschriebene Cyphoderia truncata sich zeigte, wurde noch eine andere bisher nicht bekannte einhäusige Rhizopodenform aufgefunden, welche dem Gesammtbilde ihrer Eigenschaften nach etwa zwischen den beiden Gattungen Cyphoderia und Gromia stehen kann. Mit der ersteren hat sie die Eigenthümlichkeit gemein, dass der Weichkörper die, wenn auch nicht absolut starre, so doch ziemlich feste elastische Schale nicht völlig ausfüllt. Mit den Gromien theilt sie die völlige Structurlosigkeit sowie eine gewisse Biegsamkeit der glashellen Schale.

Das Thierchen hat die Gestalt eines an einem Ende stark zugespitzten, am anderen breit gewölbten und etwas seitlich zusammengedrückten Eies; danach habe ich den Namen Platoum (von *πλατύς* und *ᾠόν*) gebildet. Der Grad der seitlichen Abplattung scheint nicht immer gleich (Taf. VI Fig. 4a und b) und zum Theil von Contractionen des inliegenden Weichkörpers abhängig zu sein. Oft sah ich auch an der einen Seite eine convexe Wölbung, welcher auf der andern eine entsprechende Einziehung gegenüberstand, wodurch also eine Flächenkrümmung des ganzen Thieres bedingt wurde (Taf. VI Fig. 3).

In der durchaus hyalinen und ganz structurlosen, ziemlich derbhäutigen elastischen Schale findet sich an dem spitzeren Ende

eine kleine kleisrunde Oeffnung mit etwas verdicktem Randsaume, aus welcher die Pseudopodien hervorgestreckt werden. Bisweilen liegt diese Endöffnung etwas schräge zur Längsaxe, in der Regel durchaus rechtwinklig. Der in seiner Ausdehnung sehr wechselnde Weichkörper zeigt hier wie bei den meisten bisher besprochenen Monothalamien in dem ziemlich körnchenfreien hinteren dicken Endtheile einen grossen hellen kugeligen Kern, dessen Kernkörperchen schwer oder gar nicht zu erkennen ist. Dann folgt eine mit dunkelen Körnchen reich durchsetzte Mittelzone und eine hellere verschmächtigte Vorderparthie. Auf der Grenze zwischen den beiden letzten Abschnitten liessen sich zuweilen ein oder zwei kleine pulsirende Vacuolen beobachten. Die Pseudopodien unterscheiden sich nicht von den bei Euglypha, Trinema und Cyphoderia beschriebenen.

Gromia, Dujardin.

Die von Dujardin im Jahre 1835 begründete[1]) Gattung Gromia ist den bisher erwähnten Rhizopoden gegenüber wesentlich characterisirt durch die unelastische weiche membranöse Hülle, welche dem Weichkörper stets dicht anliegt; ferner durch das Fehlen der pulsirenden Vacuolen, und endlich durch die annähernd kugelige, seltener sackförmige oder eiförmige Gestalt.

Gromia oviformis, Dujardin.

Von den drei Gromien, welche ich genauer untersuchen konnte, will ich zunächst Gromia oviformis, Duj. erwähnen. Ich habe dieses in der äusseren Gestalt ausserordentlich wechselnde sackförmige Thier in Grundproben, welche vor Warnemünde aus acht Faden Tiefe entnommen waren, gar nicht selten angetroffen. Ich wunderte mich über diesen Fund um so mehr, als bisher, so viel ich weiss, in der Ostsee trotz vielen Suchens überhaupt noch keine Gromien gefunden wurden. Die Thiere waren bis zu 1 Mm. lang, sahen dunkelbraun aus und entwickelten auf dem Objectträger ein grosses, weit verzweigtes und vielfach anastomosirendes Netzwerk feiner Pseudopodien. In Betreff des Baues und der Structurverhältnisse

1) Annales des sciences natur. 2. série. 1835. Tom. III und IV.

verweise ich auf die gründliche Darstellung, welche M. Schultze in seinem mehrfach genannten Werke p. 45 und Taf. I Fig. 1—6, sowie Taf. VII Fig. 8—12 von dieser, wie es scheint in allen europäischen Meeren häufigen Species gegeben hat.

Gromia granulata, nov. spec.

Taf. VI Fig. 5 und 6.

In den verschiedensten stehenden und schwach fliessenden Süsswassern bei Rostock und Graz habe ich an Ceratophyllum und anderen Wasserpflanzen gar nicht selten eine ganz helle farblose und durchscheinende Gromie von breitsackförmiger Gestalt und einer Länge von 0,04—0,07 Mm. angetroffen. Die dünne, völlig glashelle membranöse Hülle liegt dem Weichkörper überall dicht an, und da sie so weich und unelastisch ist, dass sie allen Formveränderungen des Protoplasmaleibes folgt, so kann die äussere Gestalt des Thieres innerhalb gewisser Grenzen, von der Kugelform bis zum langgezogenen Ellipsoide oder bis zur Eiform, mannigfach wechseln. Die Hülle ist an der Mündung in unregelmässige Falten zusammengezogen, so dass man die wahre Gestalt der Oeffnung erst dann sehen kann, wenn man den Inhalt durch Zusatz verdünnter Essigsäure aufgehellt, aufgebläht und theilweise zum Austritt gebracht hat. Alsdann glättet sich die ganze Membran, nimmt eine mehr birnförmige Gestalt an und zeigt an dem vorgezogenen schmaleren Vorderende eine scharf- und glattrandige Oeffnung (Taf. VI Fig. 6).

Der von dieser weichen chitinigen Hülle umschlossene Weichkörper zeigt ein homogenes helles Protoplasma, durchsetzt von vielen stark lichtbrechenden Körnchen, welche besonders in der Rindenschicht in ziemlich gleichmässigen Abständen geordnet stehen und dadurch den Anschein einer gleichmässigen Punktirung oder Durchlöcherung der Hülle hervorrufen können (Taf. VI Fig. 5). In dem hinteren Abschnitte findet sich stets ein grosser, oft bis 0,03 Mm. im Durchmesser haltender, ganz wasserheller und mit einer zarten Membran versehener Kern, in dessen Mitte entweder ein mässig grosses, kugeliges, stark lichtbrechendes Kernkörperchen oder mehrere weniger deutliche dunkele Körperchen gesehen werden. In dem mittleren und vorderen Theil des Protoplasmakörpers sind oft Nahrungsmittel verschiedener Art, wie Diatomeen, Algen etc. angehäuft. Aus der Oeffnung mit faltigem Rande strecken sich glashelle, körnchenlose,

fadenförmige Pseudopodien hervor, welche sich wiederholt spitzwinklig theilen, leicht netzartig mit einander verschmelzen und sehr weit ausbreiten können. Häufig sind auch hier spindelförmige oder knotige Anschwellungen wahrzunehmen. Beim Einziehen tritt oft ein plötzliches Erschlaffen mit welliger Kräuselung des Fadens ein, der sodann zu einem einfachen Klumpen zusammenschmilzt und vollends in den Körper aufgenommen wird. Interessant war es mir zu sehen, wie bisweilen kleine lappenförmige Protoplasmafortsätze zwischen den fadenförmigen Pseudopodien aus der Oeffnung hervortreten, aber bald wieder zurückgezogen werden (Taf. VI Fig. 5).

Obwohl nun diese von mir eben geschilderte und als Gromia granulata besonders benannte Form von der Beschreibung und bildlichen Darstellung, welche Dujardin von seiner Gromia fluviatilis in den Infusoires p. 255 und Pl. II Fig. 1a und b gegeben hat, in vieler Beziehung abweicht, so ist es doch nicht ganz unmöglich, dass beide nur verschiedene Entwicklungsgrade ein und derselben Species sind. Ich vermag dies deshalb nicht zu entscheiden, weil ich solche Süsswasserformen, wie sie Dujardin loc. cit. beschrieben und gezeichnet hat, niemals selbst gesehen habe.

Gromia socialis, Carter.

Taf. VI Fig. 7—13.

Schneider beschrieb[1]) im Jahre 1854 unter dem Namen Difflugia enchelys (Ehrenberg) einen kleinen Rhizopoden von Eiform mit dünner glasheller, membranöser Hülle, einem deutlichen hellen bläschenförmigen Kerne mit Kernkörperchen im hinteren helleren Theile des Weichkörpers, und mit einem aus der Oeffnung hervorragenden breiten Protoplasmafortsatze, dem Fusse, von welchem die Pseudopodien ausstrahlten. Er sah oft zwei Individuen durch ihre Protoplasmafortsätze vereinigt und glaubte eine Vermehrung durch Knospung annehmen zu dürfen. — Zwei Jahre später beschrieb Fresenius[2]) den nämlichen Rhizopoden, welchen er in einem Gewächshauskübel aufgefunden hatte, unter dem Namen Arcella hyalina (Ehrenberg). Er fand an demselben eine zarthäutige durchsichtige

1) Müller's Archiv p. 204 und Taf. IX Fig. 17—21.

2) Abhandlungen der Senkenberg. Gesellschaft. Bd. II, p. 211 und Taf. XII Fig. 1—24.

Hülle mit deutlicher Mündung. Im hinteren Theile des Weichkörpers sah er den hellen runden Kern mit Kernkörperchen und beobachtete häufig mehrere Thiere in seitlicher Verbindung, gleich als ob sie in einer Längstheilung begriffen seien. Die Länge des Körpers bestimmte er zu $^1/_{27}$—$^1/_{40}$ Mm.

Derselben Art gehört meiner Ansicht nach auch das von Archer im Jahre 1860 unter dem Namen Gromia socialis beschriebene [1]) Thier an, von dem jener Forscher als besondere Eigenthümlichkeit hervorhebt, dass häufig zwei oder mehrere Exemplare zunächst durch ihre Pseudopodien und später noch enger verschmelzen, so dass förmliche Colonien entstehen können. Als »specific characters« führt Archer im Vol. X derselben Zeitschrift p. 124 folgende auf: »Very minute, often occurring socially, body bluish, granular, with a distinct, sharply marked white nucleus, pseudopodia elongate, branched, slender, reticulosely incorporated with each other, and often mutually with those proceeding from other individuals, and showing irregularly shaped expansions and carrying along in a slowish current minute opaque granules; test hyaline, colourless, orbicular or broadly elliptic.«

Ein kleiner Süsswasserrhizopode, welchen ich bei Rostock, bei Dresden und auch bei Graz in den verschiedensten Teichen, Bassins, Pfützen etc. zwischen Wasserflanzen antraf, stimmt mit den eben erwähnten Beschreibungen so wesentlich überein, dass ich nicht umhin kann, ihn als zu der nämlichen Art gehörig zu betrachten und einzelne Differenzen entweder auf die verschiedene Auffassung der Beobachter oder auf lokale Variationen zu beziehen.

Da die von Schneider gewählte Benennung sich auf ein Thier mit seitlicher Oeffnung bezieht, welches Ehrenberg in seinem grossen Infusorienwerke beschrieben und abgebildet hat und welches wahrscheinlich die Trinema acinus Dujardin's, keinenfalls aber die hier in Rede stehende Form ist, ausserdem auch der Gattung Difflugia ganz andere Charactere zukommen, so ist wohl nicht daran zu denken, jenen Namen beizubehalten. Aber auch die Bezeichnung Arcella hyalina (Ehrenberg), welche Fresenius vorschlug, scheint mir unstatthaft, einmal weil das von Ehrenberg unter diesem Namen beschriebene und abgebildete Thier so wenig

1) Quarterly journal of microsc. science. 1869. Vol. IX p. 390 und Taf. XX Fig. 7—11.

characteristisch dargestellt ist, dass es auch ebenso gut einen anderen Rhizopoden darstellen kann, und weil unser Thier keineswegs in die Gattung Arcella gehört. Es bleibt demnach der von Archer gewählte Name, welcher mir auch deshalb passend erscheint, weil das Thier wirklich mit den bekannten Gromien in den wichtigsten Bauverhältnissen übereinstimmt, also zur Gattung Gromia gehört.

Die Gestalt der mir zu Gesicht gekommenen Exemplare dieser Art wechselte zwischen der Kugel-, Ei- und quer elliptischen Form. Gewöhnlich zeigte sich vor der Schalenöffnung ein kleiner unregelmässig begrenzter Vorstoss, gebildet von vorgetretener Protoplasmamasse, aus welchem die Pseudopodien hervorstrahlten. Der Durchmesser des ganzen Thieres variirte zwischen 0,03—0,04 Mm. Bei keinem andern beschalten Rhizopoden habe ich die Hülle so zart und weich gefunden wie bei diesem. Sie zeigt weniger den Character des Chitines als einer eiweissartigen Masse. Im Gegensatze zu den Angaben von Schneider und Archer sah ich sie stets dem Weichkörper unmittelbar anliegen. Vielleicht erklärt sich indessen die Angabe jener beiden Forscher, nach welcher der körnige Protoplasmaleib oft von der Schale zurückgezogen, diese nicht ganz erfülle, durch den Umstand, dass sehr häufig die äussere Rindenpartie des Weichkörpers ganz durchscheinend ist, so dass die körnige Masse erst in einer gewissen Entfernung von der Schaleninnenwand, und zwar bisweilen ziemlich scharf begrenzt gesehen wird.

An dem von der Schale umschlossenen Weichkörper lassen sich, wie bei vielen der oben beschriebenen Süsswasserrhizopoden, drei hintereinander liegende Zonen unterscheiden, eine hinterste fast körnchenlose, in welcher der grosse wasserhelle Kern, dann die durch Einlagerung vieler stark lichtbrechender Körnchen ausgezeichnete mittlere oder Aequatorialzone, und endlich die vordere, zwar nicht ganz helle, aber doch nur von wenigen feinen Körnchen durchsetzte, in welcher die etwa aufgenommenen Nahrungsmittel, kleine Diatomeen, Algen etc. gefunden werden. Pulsirende Vacuolen habe ich hier niemals gesehen.

Der eben erwähnte Kern fällt ausser durch seinen wasserklaren Inhalt auch durch das stets central gelegene grosse und stark lichtbrechende Kernkörperchen sofort in die Augen. Er pflegt entweder ganz kugelförmig oder quer oval zu sein und hat oft eine Breite von circa 0,02 Mm. Seine äussere Grenze ist gewöhnlich scharf ausgeprägt; dass sie aber wirklich von einer Membran gebildet

wird, erkennt man erst deutlich beim absterbenden Thiere oder nach der Einwirkung sehr verdünnter Essigsäure an der alsdann sichtbar werdenden doppelten Contur. Die einfach kreisrunde glattrandige Oeffnung der Schale wird gewöhnlich von der schon oben erwähnten vorstehenden Protoplasmamasse verlegt. Letztere hat meistens die Form einer Halbkugel oder eines an der Spitze abgerundeten niederen Kegels, stellt aber auch häufig nur einen ganz unregelmässigen, fortwährend seine Form ändernden Klumpen dar. Bisweilen ist dieser vorragende Theil des Protoplasmakörpers durchaus hyalin und gleichmässig lichtbrechend, Taf. VI Fig. 13, meistens aber lässt er in sich feine Körnchen, auch wohl eine Anzahl kleiner mit heller Flüssigkeit erfüllter Vacuolen wahrnehmen, welche ihm nicht selten ein schaumiges Aussehen verleihen. Von Pulsation habe ich aber an diesen Vacuolen niemals etwas bemerken können.

Die zahlreichen, nach meiner Beobachtung durchaus körnchenlosen und glashellen Pseudopodien, welche von jenem Protoplasmavorsprunge abgehen, entspringen entweder etwas verbreitert oder sogleich ganz dünn und fadenförmig aus demselben, theilen sich alsdann meistens mehrfach spitzwinklig und strecken sich hier und da einmal anastomosirend mehr oder minder lang aus, um schliesslich äusserst fein zugespitzt zu enden. Während sie beim Fortkriechen des Thieres über feste Körper sich an deren Oberfläche vollständig anlegen, können sie, wenn die kleine Gromie frei im Wasser schwimmt, eine ganz eigenthümliche, regelmässige und höchst zierliche Stellung einnehmen, indem sie von der seitlichen Peripherie des Protoplasmavorstosses aus unter fast gleichem Winkel zur Längsaxe des Thieres in der Fläche eines mehr oder minder flachen Trichtermantels nach hinten und aussen radiär abstrahlen. Zwei solcher frei schwimmenden Gromia socialis habe ich auf Taf. VI in Fig. 7 und 8 abgebildet.

Eine sonderbare, allen bisherigen Beobachtern aufgefallene Eigenthümlichkeit unseres Thieres ist seine Neigung, mit anderen seiner Art zu kleinen Gesellschaften zu verschmelzen. Zwei Individuen, welche sich nahe kommen, lassen zunächst einzelne Pseudopodien zusammenfliessen, so dass unregelmässige Fadennetze entstehen, wie sie von Archer loc. cit. Pl. XX Fig. 7 abgebildet sind; alsdann nähern sich die Thiere durch allmähliches Verkürzen dieses Verbindungsnetzes immer weiter, bis sie schliesslich mit den Mündungen nahe aneinanderliegen und die aus diesen frei vorstehenden Proto-

plasmaballen selbst zur Verschmelzung kommen. Dabei pflegen übrigens die beiden Körper selten so gelagert zu sein, dass sie sich mit ihren Mündungen gerade gegenüberstehen (eine Stellung, welche Schneider loc. cit. Fig. 20 abgebildet und als Copulationsact gedeutet hat), sondern gewöhnlich seitlich gegeneinander gedrängt zu liegen, welche Verbindungsweise auch von Fresenius (loc. cit. Taf. XII) angegeben ist. Zu diesen zwei so verbundenen Thieren kann nun noch ein drittes in ähnlicher Weise hinzutreten (Taf. VI Fig. 12), dann ein viertes und noch mehrere, bis schliesslich ein ganzer Ballen entsteht, welcher etwa wie eine Traube von Haselnüssen aussieht. Gewöhnlich beschränkt sich allerdings eine solche Colonie auf 2—3 Glieder. Von der verschmolzenen Protoplasmamasse, welche zwischen den nebeneinander gelegenen Mündungen der so vereinten Thiere gelegen ist, strahlen dann die Pseudopodien nach allen Richtungen zwischen den Schalen durch nach aussen. Zu der Annahme, dass in dieser Vereinigung zweier oder mehrerer Individuen ein zur Vermehrung in Beziehung stehender Copulationsact zu sehen sei, habe ich durchaus keine Anhaltspunkte finden können. Dagegen scheint es mir nach einzelnen Wahrnehmungen nicht unwahrscheinlich, dass eine einfache Zweitheilung der Gromia socialis vorkommt. Ich habe nämlich nicht selten sehr in die Breite gezogene Thiere mit einer mehr oder minder tiefen, die zwei Seitenhälften von einander trennenden ringförmigen Längseinschnürung gesehen, welche bald nur einen breitgezogenen mittleren Kern, bald in jeder der beiden Abtheilungen einen besonderen deutlich entwickelten Kern zeigten (Taf. VI Fig. 11). Da die äussere Hülle sehr weich ist, so kann ich in ihr kein Hinderniss für die Annahme einer bis zur schliesslichen Theilung gehenden Abschnürung sehen, wenngleich eine solche noch nicht direct beobachtet wurde.

Pleurophrys, Claparède u. Lachmann.

Taf. VII Fig. 1—8.

Die Gattung Pleurophrys wurde von Claparède und Lachmann[1]) mit folgender Characteristik begründet: »Les Pleurophrys sont chez les Actinophryens ce que sont les Difflugies chez les Amoebéens. Elles sont revêtues d'une coque, munie d'une seule

1) Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. p. 454.

ouverture et formée par des substances étrangères agglutinées au moyen d'un ciment organique.« Als einzige Species haben sie in dieser neuen Gattung Pleurophrys sphaerica aufgeführt, deren Schale nach der loc. cit. Taf. 22 Fig. 3 gegebenen Abbildung aus Sandkörnchen aufgebaut ist.

Darauf hat Archer[1]) (allerdings mit einigen Bedenken) drei Arten in diese Gattung gestellt, von denen er die eine für identisch mit der von Claparède und Lachmann beschriebenen Form hält, aber wohl mit Unrecht, denn sie ist seiner eigenen Beschreibung nach ganz bedeutend grösser als jene und mit einer eigenthümlich feinkörnigen braunen Hülle versehen, welche doch gar sehr von der aus Kieselstückchen zusammengesetzten Schale der Pleurophrys sphaerica Claparède's abweicht. Die beiden anderen, von Archer unter dem Namen Pl. amphitrematoides und Pl. fulva beschriebenen Formen habe ich wiedergefunden und glaube, dass sie mit Recht in dieser Gattung untergebracht sind.

Pleurophrys amphitrematoides, Archer.

Taf. VII Fig. 1.

Einmal habe ich in Rostock ein Thier gesehen, welches bis auf die fehlenden Chlorophyllkörner vollständig dem in Fig. 2 der Taf. XX der Archer'schen Arbeit abgebildeten glich, also auch einen eiförmigen, unten abgestutzten, mit Diatomeen und einigen Kieselstückchen beklebten Panzer und aus dessen Oeffnung hervorragende hyaline, körnchenlose, spitzwinklig getheilte Pseudopodien besass; indessen möchte ich annehmen, dass die Benutzung von Diatomeenschalen durchaus nichts Typisches hat und dass die vielen gleichgestalteten und auch im Uebrigen gleichgearteten Rhizopoden, welche mir sowohl hier in Graz als auch in Rostock vorgekommen sind, deren Schale aber nur mit Sandkörnchen besetzt oder aus solchen aufgebaut erschien, zu der nämlichen Species zu rechnen sind.

Ob nun dieses abgestutzt eiförmige Thier, dessen Länge circa 0,06 Mm. beträgt, sich wirklich wesentlich von der als kugelig geschilderten Pleurophrys sphaerica Claparède's unterscheidet, weiss ich nicht zu sagen; einstweilen habe ich es unter dem von Archer gewählten Namen aufführen zu müssen geglaubt.

---

1) Quarterly journal of microscop. science. Vol. X, p. 17.

In Betreff des Weichkörpers kann ich nur angeben, dass ich zuweilen eine grössere Anzahl von rundlichen, ziemlich stark lichtbrechenden Körnern in demselben wahrgenommen habe, welche den von Archer gesehenen Chlorophyllkörnern bis auf die mangelnde Farbe durchaus glichen. Die Schale scheint aus einer zarten membranösen Grundlage zu bestehen, an welcher die Sandkörnchen aussen angeklebt sind. Die Pseudopodien fand ich so wie Archer sie beschreibt, hyalin, körnchenlos und mehrfach spitzwinklig getheilt. Uebrigens möchte ich auf die in dieser Beziehung abweichende Darstellung Claparède's der Pseudopodien von Pl. sphaerica, die er einfach fadenförmig und körnchenführend nennt, deshalb wenig Gewicht legen, weil auch nicht selten ungetheilte Pseudopodien vorkommen und die Körnchen an denselben überhaupt etwas sehr Unbeständiges zu sein scheinen.

Pleurophrys fulva, Archer.

Taf. VII Fig. 2 u. 3.

Die dritte der von Archer aufgeführten Pleurophrysarten wurde von ihm ihrer braunrothen Färbung wegen als Pl. fulva bezeichnet. Sie ist kleiner als die vorige, hat aber ähnliche Gestalt und eine mit Kieselstückchen mehr oder weniger dicht besetzte Schale. Archer ist der Ansicht, die braunrothe Färbung komme der organischen Grundlage des Panzers zu, welcher die farblosen Sandkörner eingefügt oder angeklebt seien. Obwohl ich hier auch eine solche membranöse organische Hülle, welcher die Kieselstückchen aussen angeklebt sind, ähnlich wie bei Pl. amphitrematoides erkannt habe, so finde ich dieselbe doch durchaus farblos. Die braunrothe Färbung rührt vielmehr von einer Anzahl rundlicher glatter Körner her, welche in grösserer oder geringerer Menge dem Weichkörper in dessen mittlerem und vorderem Theile eingelagert sind. Als Andeutung des wohl als vorhanden anzunehmenden Kernes habe ich zuweilen in dem hinteren Theile einen rundlichen hellen Fleck mit einer kleinen centralen, wahrscheinlich einem Kernkörperchen entsprechenden dunkleren Stelle gesehen.

Wie schon Archer bemerkte, sind bei dieser Art »Conjugationszustände« zweier Individuen häufig zu beobachten. Dabei liegen die Thiere mit ihren rundlichen Schalenöffnungen genau aufeinander

und kann man zuweilen Strömungen der körnchenreichen Weichmasse aus einer Schale in die andere hinüber und herüber gehen sehen.

Pleurophrys compressa, nov. spec.

Taf. VII Fig. 4 u. 5.

Zu den Rhizopoden, welche eine mit Hülfe fremder Körper hergestellte einkammerige Schale besitzen und aus deren einziger Oeffnung fadenförmige Pseudopodien hervorstrecken, gehört auch eine platt zusammengedrückte ovale Form, welche ich (allerdings nur in einem Exemplare) im Bodensatze eines alten Wallgrabens bei Rostock gefunden und auf Taf. VII Fig. 4 und 5 abgebildet habe. Die Länge des Thieres betrug 0,075, die Breite 0,04, die Dicke 0,01 Mm. Obwohl die vielen kleinen Kieselstückchen, welche einer zarten membranösen Hülle aufgeleimt zu sein scheinen, den Einblick in das Innere sehr erschwerten, so liess sich doch in dem hinteren Drittel des Weichkörpers ein der Form, Grösse und Lage nach einem Kerne wohl entsprechender rundlicher heller Fleck wahrnehmen. Die an dem schmaleren Ende (vielleicht nicht ganz in der Mittellinie) gelegene Oeffnung, deren Form an dem einen untersuchten Exemplare nicht ganz deutlich zu sehen war, liess einige zu Theilungen und netzförmigen Anastomosen geneigte feine hyaline Pseudopodien hervortreten.

Pleurophrys lageniformis, nov. spec.

Taf. VII Fig. 6—8.

Zur Gattung Pleurophrys glaube ich endlich noch einen Rhizopoden stellen zu müssen, welchen ich bei Warnemünde an dem vom Meere direct bespülten flachen Strande östlich von der Ostmoole in von lebenden Algen abgespültem Sande gar nicht selten antraf, und welchen ich wegen seiner an die Foraminiferengattung Lagena erinnernden Form Pl. lageniformis nennen will. Seine Länge betrug 0,06—0,07, seine grösste Breite circa 0,04 Mm.

Zwar gestattete die aus dicht aneinander geleimten Sandkörnchen bestehende Hülle die directe Wahrnehmung eines Kernes im Innern des Weichkörpers nicht, indessen muss ich nach den an zertrümmerten Thieren gemachten Wahrnehmungen das Vorhandensein eines solchen wenigstens für wahrscheinlich halten. Der gewöhnlich

drehrunde, seltener etwas gebogene Körper zog sich nach vorne in einen mehr oder minder weit verlängerten Hals aus, an dessen quer abgestutztem äussersten Ende die runde, bisweilen von beweglichen Sandkörnchen umlagerte Oeffnung lag. Aus dieser letzteren strahlten eine Anzahl feiner, sich reichlich netzartig verbindender fadenförmiger Pseudopodien aus.

Plagiophrys. (Claparède und Lachmann.)

Die Gattung Plagiophrys wurde von Claparède und Lachmann in ihrer Gruppe der Actinophryna für solche schalenlose Formen gegründet, deren fadenförmige Pseudopodien nur von einer bestimmten Stelle abgehen. Sie führten zwei Arten auf und bezeichneten dieselben nach der Form des Körpers als Pl. cylindrica und Pl. sphaerica. Von diesen beiden Arten habe ich die erstere selbst gesehen und will das Wenige, was ich beobachten konnte, hier mittheilen.

Plagiophrys cylindrica, Claparède u. Lachmann.

Taf. VII Fig. 9.

Sowohl in Rostock als hier in Graz habe ich an Ceratophyllum und anderen Süsswasserpflanzen bisweilen unregelmässig sackförmige, mit einem hinteren gewölbten und vorderen quer abgestutzten Ende versehene Rhizopoden von circa 0,05 — 0,07 Mm. Länge gefunden, an deren halbweichem opaken Körper nichts von einer Schale zu sehen war. Die fast ganz undurchsichtige feinkörnige Körpermasse schien von einer halbweichen zähen Consistenz zu sein; sie liess sich durch Druck in jede beliebige Form bringen. Freilich sprechen Claparède und Lachmann hier und da von einem »peau«, aber schon Archer hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Darstellung jener Forscher in Betreff dieser »peau« genannten Hülle insofern unklar blieb, als man nicht wissen kann, ob sie nur eine etwas dichtere Rindenschicht, welche continuirlich in die tiefer gelegene Masse übergeht, oder eine besondere abgesetzte Membran annehmen. Da sie übrigens wiederholt die Gattung Pleurophrys als »sans coque« bezeichnen und, mit Actinophrys zusammen, den beschalten Actinophrya gegenüberstellen, so muss ich wohl das erstere als ihre Ansicht annehmen.

Leider ist die Körpermasse des Thieres viel zu undurchsichtig, um den wahrscheinlich vorhandenen Kern am lebenden Thiere deutlich erkennen zu lassen. Selbst mit Hülfe verschiedener Reagentien sowie durch Zerquetschen des Thieres gelang es mir nicht, den Kern mit Sicherheit nachzuweisen, wenngleich eine hellere Stelle im hinteren Theile mit Wahrscheinlichkeit auf das Vorhandensein eines solchen hinweist.

Von dem gewöhnlich quer abgestutzten und ein wenig zusammengezogenen vorderen Ende gehen hyaline fadenförmige und spitzwinklig verästelte Pseudopodien ab, welche hier und da Verschmelzungen eingehen.

Ob das von Archer im Quarterly journal of microscop. science Vol. XI p. 146 ff. beschriebene und daselbst auf Taf. VII in Fig. 11—16 abgebildete Thier, bei dem es ihm gelungen ist, mit Hülfe von Essigsäurebehandlung und Carmintinction einen Kern nachzuweisen, wirklich mit der Plagiophrys sphaerica, Clap. u. Lachm. identisch ist, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls steht dasselbe dieser letzteren so nahe, dass auch für diese der Besitz eines Kernes um so wahrscheinlicher wird.

Diplophrys Archeri, Barker.

Taf. VII Fig. 10—15.

Während bei den bisher besprochenen Rhizopodengattungen die fadenförmigen Pseudopodien nur von einer einzigen gewöhnlich durch die eine Schalenöffnung in ihrer Lage bestimmten Stelle des Weichkörpers abgehen, finden sich auch andere, bei welchen zwei bestimmte Pseudopodienursprungsstellen vorhanden sind. Eine derartige schon seit mehreren Jahren bekannte Form ist die zuerst von Barker[1]) beschriebene, später von Greeff[2]) und besonders von Archer[3]) genauer studirte Diplophrys Archeri, Barker, ein kleines Thier mit kugligem glatten Körper von 0,01—0,02 Mm. Durchmesser, von welchem an zwei sich ziemlich diametral gegenüberstehenden Polen je ein Büschel sehr feiner hyaliner und meistens ungetheilter gerader Pseudopodien ausstrahlt.

---

1) Dublin microscop. Club Minutes. 19. Dec. 1867.

2) Dieses Archiv Bd. V, p. 494 u. Taf. XXVII, Fig. 26—28.

3) Quarterly journal of microsc. science. Vol. X, p. 101—103 u. Vol. XI, p. 144 ff. u. Pl. VI u. VII.

Die gewöhnliche kugelige Form kann übrigens durch eine geringe Streckung in der Polaxe auch zu einer mehr ellipsoiden werden.

Ob die glatte scharfe äussere Contur des Körpers nur die Grenze des Protoplasmas oder eine besondere abgegrenzte Membran bezeichnet, ist auch hier schwer zu entscheiden, doch scheint mir das letztere wahrscheinlicher. Archer ist gleichfalls geneigt, »a definite integument« anzunehmen und Greeff spricht von einer »hyalinen Blase«.

Im Innern des sehr hellen, nur ganz leicht körnig getrübten Protoplasmas fällt vor Allem ein glänzender und stark lichtbrechender kugeliger, glatt begrenzter Körper von sehr verschiedener Grösse auf. Derselbe zeichnet sich gewöhnlich durch schöne Bernsteinfarbe aus, seltener ist er ganz blassgelb oder gar farblos; zuweilen zeigt er ein leuchtendes Rubinroth. Seinem optischen Verhalten nach muss man ihn für einen Oeltropfen resp. eine Fettkugel halten. Gerade so wie in einer gewöhnlichen Fettzelle des Wirbelthierkörpers der Fetttropfen je nach dem Ernährungszustandes des Thieres die Zelle mehr oder minder vollständig ausfüllt, nach längerem Hungern wohl gar auf ein oder wenige Körnchen herabsinkt, wobei dann der für gewöhnlich nur schwer sichtbare, weil ganz zur Seite gedrängte Zellkern allmählich mit dem zunehmenden Schwunde des Fetttropfens immer deutlicher hervortritt, so variirt auch bei Diplophrys Archeri die Grösse der Oelkugel und man erkennt den Kern, wenn die Oelkugel fast den ganzen Körper des Thieres ausfüllt, nur schwer, oder findet ihn vollständig plattgedrückt an einer Seite liegend. Nimmt aber die Oelkugel nur einen kleinen Theil des Körpers ein, so lässt sich der Kern gewöhnlich sehr leicht wahrnehmen als ein kugeliges oder ellipsoides Bläschen mit wasserklarem Inhalte und mit centralem, mässig stark lichtbrechenden Kernkörperchen.

Greeff giebt l. c. p. 495 an, dass er diese mit doppeltem Pseudopodienbüschel und glänzendem Inhaltskörperchen versehenen Rhizopoden auch zu Colonien vereinigt angetroffen habe und spricht die Vermuthung aus, dass sie von gewissen gelblichen Körpern abstammen, welche er im Innern seiner Acanthocystis spinifera in Menge fand und zuweilen durch deren Stachelhaut nach aussen durchbrechen sah.

Beides hält Archer für unrichtig. Die von Greeff beobachteten und loc. cit. Fig. 25 und 29 dargestellten Colonien sieht er

als zu seiner Cystophrys oculea gehörig an und beruft sich dabei besonders auf die beträchtlich geringere Grösse der aggregirten Kugeln im Gegensatz zu den isolirt lebenden, sowie ferner auf den Umstand, dass bei den Colonien eine gemeinsame Protoplasmamasse die einzelnen öltropfenhaltigen Kugeln vereinige, und endlich darauf, dass er bei kleineren Colonien die Pseudopodien nicht von den Kugeln, sondern gerade von den Zwischenräumen derselben habe ausgehen sehen. Zu der Annahme einer Abstammung der Diplophrys von den gelben Körnern der Acanthocystis spinifera (Greeff) aber sei durchaus kein genügender Grund vorhanden, da beide Gebilde durchaus verschieden gebaut und Uebergänge zwischen denselben keineswegs nachgewiesen seien. Dagegen hält Archer es nicht für unwahrscheinlich, dass gewisse von ihm entdeckte isolirt lebende kugelige Wesen, welche in der Mitte einen gelbröthlichen fettglänzenden Körper, ähnlich dem bei Diplophrys gefundenen, enthalten und ringsum mit Sandkörnchen, Diatomeen oder anderen fremden Körpern besetzt sind, in einer bestimmten Beziehung zu Diplophrys Archeri stehen, wenngleich es ihm nicht gelang, an denselben Pseudopodien wahrzunehmen.

In Betreff der streitigen, auch von mir gar nicht selten angetroffenen Colonien muss ich die von Archer besonders hervorgehobene und auch schon von Greeff in seinen Abbildungen ausgedrückte Thatsache anerkennen, dass in demselben die gelbe Oeltropfen führenden kugligen Körper bedeutend kleiner erscheinen, als die meisten der isolirt lebenden Diplophrys Archeri, und dass namentlich bei grossen Haufen sämmtliche Kugeln in eine gemeinsame Protoplasmamasse eingebettet sind, von welcher die Pseudopodien radienartig nach allen Seiten ausstrahlen, ohne noch zu den einzelnen Kugeln bestimmte Beziehungen zu zeigen; indessen scheint mir aus beiden Umständen um so weniger eine wesentliche Differenz gefolgert werden zu dürfen, als erstens die einzelnen Kugeln der aus weniger zahlreichen und dann auch gewöhnlich etwas grösseren Elementen zusammengesetzten Colonien sich ausser in der Grösse durch gar Nichts von dem Körper einer Diplophrys unterscheiden, ja sogar oft sehr deutlich den Kern erkennen lassen, und zweitens bei vielen zu Colonien zusammentretenden Rhizopoden die Pseudopodien zu einer gemeinsamen, die einzelnen Glieder verbindenden und umhüllenden Protoplasmamasse verschmelzen, von welcher dann die einzelnen Scheinfüsschen in einer zur ganzen Colonie concentrirten

Richtung abgehen, z. B. bei Raphidiophrys viridis. Uebrigens habe ich, wenn nur wenige (der Diplophrys an Grösse nahe kommende) Kugeln vereinigt waren, gar nicht selten die Pseudopodien noch ganz deutlich von den einzelnen Kugeln abgehen sehen. Sollte es nicht ganz wohl denkbar sein, dass die zu Colonien vereinigten kleineren Kugeln eben noch junge Formen, vielleicht eine junge Brut sind, welche, allmählich wachsend, sich zunächst in kleinere Haufen trennen und schliesslich gänzlich isoliren? Dass dann mit der grösseren Isolirung auch eine bessere Ernährung und in Folge dieser eine Grössenzunahme der Individuen erfolgt, würde leicht begreiflich sein. Ich sehe deshalb keinen Grund, die von Greeff in Fig. 25 und 29 seiner Taf. XXVII im V. Bande dieses Archives dargestellten Bildungen für etwas anderes anzusehen, als Greeff selbst, nämlich für Colonien von Diplophrys Archeri, und möchte auch Archer's Cystophrys oculea für eine solche halten. Weniger plausibel finde ich die Hypothese Greeff's von der Entwicklung der Diplophrys Archeri aus den gelben Körnern von Acanthocystis spinifera; denn wenn auch Greeff angiebt, dass die bisweilen gelbglänzend erscheinenden Körner jener Heliozoe unter Umständen nach dem Austritte einen hellen Hof zeigen, so ist damit doch ihre Umbildung in die mit doppeltem Pseudopodienbüschel und einem Kerne versehene Diplophrys Archeri keineswegs wahrscheinlich gemacht. Dagegen halte ich die Vermuthung Archer's, dass Diplophrys Archeri sich später mit fremden Körpern, Sandkörnchen, Diatomeenschalen und dergleichen bekleide und daraus sich förmliche Kugelgehäuse bauen könne, für zutreffend und kann selbst einige Beobachtungen mittheilen, welche für diese Annahme sprechen. Während nämlich Archer nur einfache, mit fremden Körpern besetzte Kugeln beobachtete, welche zwar im Innern einen den röthlich gelben Fettkugeln der Diplophrys gleichenden glänzenden Körper und eine diesen umhüllende Protoplasmaschicht besassen und schon dadurch sehr an Diplophrys Archeri erinnerten, aber niemals einen Kern und Pseudopodien erkennen liessen, habe ich in einigen Fällen auch jene beiden letzteren Bildungen mit Sicherheit an derartigen erst theilweise incrustirten Kugeln wahrnehmen können. Die in Fig. 13—15 auf Taf. VII wiedergegebenen Zeichnungen, welche nach in Rostock lebend beobachteten Thieren angefertigt wurden, dürften die Aehnlichkeit solcher Gebilde mit grösseren Exemplaren von Diplophrys Archeri und den wahrscheinlichen Modus ihrer Entstehung

aus derselben am Besten veranschaulichen. Das in Fig. 13 dargestellte Thier, welches erst wenige kleine Sandstückchen nebst einer körnigen Masse an der Oberfläche seines kugeligen Körpers angehäuft hatte, liess in seinem Innern neben einem mässig grossen gelblichen Fetttropfen einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen erkennen und zeigte eine Anzahl feiner gerader Pseudopodien, von welchen einige nicht ganz radiär, sondern mehr zu einem Büschel vereint, die meisten allerdings streng radiär gestellt erschienen. Bei einem anderen Exemplar (Fig. 14) war die Menge der angelagerten Fremdkörper schon beträchtlicher, der Kern deshalb nicht mehr deutlich zu sehen und alle Pseudopodien waren radiär gerichtet. Endlich fand sich noch ein mit Kieselstückchen ganz dicht besetztes, auch mit durchaus radiären Pseudopodien versehenes Thier, aus dessen Mitte aber doch auch noch eine kleine gelbrothe Fettkugel hervorleuchtete[1]).

Aus der grossen vieldurchforschten Abtheilung der Foraminiferen im engeren Sinne will ich hier nur einige von mir bei Warnemünde in der Ostsee und im Braakwasser aufgefundene und näher studirte Formen erwähnen. Dieselben dürften schon ihres Vorkommens an einer Stelle wegen, an welcher man bisher kaum Foraminiferen vermuthet hat, specielleres Interesse verdienen.

Wenn man von der bereits oben genannten Gromia oviformis absieht, so waren es im Ganzen vier Foraminiferenarten, welche ich bei Warnemünde angetroffen habe, von denen zwei am Grunde des Meeres, etwa $^1/_2$ Meile von der Küste entfernt, in einer Tiefe von 8—9 Faden im Sande, zwei dagegen im Braakwasser der Warnowmündung in den von den Pfählen abgekratzten Massen vorkamen.

Die beiden Meeresformen gehören zu den Foraminifera perforata Carpenter's; es sind die allbekannten, in der Nordsee so ausser-

---

1) Diese Worte waren schon geschrieben, als mir eine neue Mittheilung von Greeff »über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers« aus den Sitzungsberichten der Marburger naturw. Gesellschaft vom November 1873 durch die Güte des Herrn Verfassers zuging, in welcher eine neue Heliozoenform unter dem Namen Elaeorhanis cincta auf p. 57 beschrieben wird, welche wohl mit dem zuletzt besprochenen und auf. Taf, VII in Fig. 13—15 dargestellten Thiere identisch ist. Jedenfalls verdient der von mir vermuthete Zusammenhang dieser Form mit Diplophrys Archeri noch eingehende Prüfung.

ordentlich häufigen, von Ehrenberg[1]) schon im Jahre 1839 lebend studirten Polystomella striatopunctata, Fichtel u. Moll = Geoponus stella borealis, Ehrenberg, und Nonionina depressula, Walker u. Jakob = Nonionina germanica, Ehrenberg.

Die beiden im Braakwasser gefundenen gehören dagegen zu den nur mit einer grossen Panzeröffnung versehenen Foraminifera imperforata Carpenter's.

Sie allein sollen hier eingehender besprochen werden.

Spiroloculina hyalina, nov. spec.

Taf. VI Fig. 14, 15 und 16.

In einem Aquarium, welches seit etwa einem Jahre mit Pflanzen und Thieren von den Pfählen der Warnowmündung besetzt war, entdeckte ich in dem schlammigen Bodensatze zahlreiche glashelle Schalen einer langgezogenen Spiroloculina aus sehr verschiedenen Entwicklungsstadien. Da ich eine solche Form in der mir zugänglichen Litteratur nicht beschrieben finde, sie also für neu halten muss, so nenne ich sie Spiroloculina hyalina wegen ihrer völlig durchsichtigen glashellen Schale.

Leider konnte ich eben nur die Schalen und keine lebenden Thiere erlangen, und muss mich daher auf die Beschreibung der ersteren beschränken.

Die in einer Ebene aufgewundenen, je eine halbe Windung ausmachenden Kammern sind seitlich etwas zusammengedrückt, am hinteren Ende schwach aufgetrieben, nach vorne zu beträchtlich verengert. Daher kommt es, dass die ganze Schale in der Seitenansicht (Taf. VI Fig. 14) eine leicht S-förmige Biegung zeigt.

Die etwa halbkreisförmige glatte Mündung wird zum Theil verlegt durch einen von der Aussenfläche der vorletzten Windung sich in das Mündungslumen erhebenden Zahn, dessen hinterer oberer Rand allmählich ansteigt, während der vordere ziemlich steil und nur mit einer kleinen Convexität abfällt. Da alle Schalen ganz durchsichtig sind, so kann man an einem jeden älteren Exemplare nicht nur die letztere, sondern auch die sämmtlichen früher gebildeten Kammern und ihre Verbindung genau erkennen. Ausserdem

1) Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften. Jahrgang 1839 und 1841.

konnten die so gemachten Wahrnehmungen auch noch durch die Untersuchung jüngerer Entwicklungsstufen controlirt werden.

Es zeigt sich nun, dass die allererste Kammer aus einer länglich birnförmigen Kapsel mit umgelegter halbröhrenförmiger Fortsetzung besteht, welche letztere gegen das Ende zu sich beträchtlich verengt. An die Oeffnung dieser ersten Kammer — in der ich übrigens weder bei älteren noch bei ganz jungen Individuen einen Zahn bemerkt babe — legt sich nun die zweite Kammer in der Weise an, dass der von aussen etwas abgeschrägte Rand der ersten älteren von dem in entsprechender Weise von innen abgeschrägten Anfangstheile der zweiten gedeckt wird. Auch bei dieser letzteren verengt sich das anfangs stark aufgetriebene Halbrohr, indem es sich um den hinteren Theil der ersten Kammer herumlegt, allmählich sowohl von oben als auch seitlich, so dass das letzte, die halbkreisförmige Oeffnung begrenzende Ende erheblich schmaler erscheint als der Hintertheil der ersten Kammer. Die zweite Kammer pflegt mit ihrem Vorderende die erste kaum oder gar nicht zu überragen und bei allen übrigen später gebildeten bleibt das Vorderende sogar ein wenig zurück hinter dem hinteren Ende der vorhergehenden Windung.

In der Mündung der zweiten Kammer findet sich wie bei allen folgenden ein Zahn von der oben beschriebenen Art.

Jede folgende Kammer fügt sich nun (einer halben Windung entsprechend) in der nämlichen Ebene der ihr vorhergehenden an, indem sie zunächst den hinteren Theil der gerade unter ihr gelegenen zweitletzten Kammer kappenartig halb umfasst und sich dann über diese, sie zum Theil deckend, hinzieht, um auch noch auf das hintere Ende der letzten ihr unmittelbar vorhergehenden Kammer überzugreifen (Taf. VI Fig. 16).

Von den gewöhnlichen Bauverhältnissen der Gattung Spiroloculina weicht die hier beschriebene Art insofern ab, als die einzelnen Kammern die vorhergehenden ziemlich weit umfassen und mit ihrem Vorderende nicht über den Schalenrand hinausragen, ja diesen nicht einmal erreichen. Man könnte daher zweifelhaft sein, ob sie auch wirklich zu der Gattung Spiroloculina und nicht vielmehr zu der Gattung Quinqueloculina zu stellen sei, wenn nicht das Aufwickeln der sämmtlichen Kammern in einer Ebene entschieden dagegen spräche. Immerhin mag man in dieser Form eine Annäherung an den Bau der Quinqueloculina finden.

Quinqueloculina fusca, Brady.
Taf. VI Fig. 19—20.

Im Jahre 1865 berichtete Brady[1]) von einer im Braakwasser der englischen Küste häufigen Quinqueloculina, welche statt der sonst bei den Milioliden vorkommenden porzellanartigen Kalkschale ein hauptsächlich aus Sandkörnchen zusammengesetztes bräunliches Gehäuse mit chitiniger Grundlage und geringem Kalkgehalte besitze. Er hielt dieselbe zunächst für identisch mit der von d'Orbigny aus dem Sande von Cuba und Jamaica[2]) beschriebenen Quinqueloculina agglutinans d'Orbigny, überzeugte sich jedoch später[3]), dass diese Braakwasserform von der Qu. agglutinans d'Orbigny's durchaus verschieden ist, nannte sie darauf Quinqueloculina fusca und beschrieb sie näher unter Hinzufügung einiger Abbildungen.

Eine von mir im Schlicke der Warnowmündung, besonders in dem Pflanzenüberzuge der Pfähle sehr häufig gefundene braune Quinqueloculina mit Sandgehäuse stimmt mit der Qu. fusca Brady's hinlänglich überein, um sie als zu der nämlichen Species gehörig anzusehen. Einige Abweichungen, auf welche ich gelegentlich speciell aufmerksam machen will, finden wahrscheinlich in der schon von Brady besonders hervorgehobenen grossen Variabilität dieser Art ihre Erklärung. Dass übrigens die nämliche Form, welche ich im Ostseebraakwasser antraf, auch an der englischen Küste vorkommt, davon habe ich mich bei Gelegenheit der Pommeraniaexpedition im Jahre 1872 selbst überzeugen können, indem ich im Schlick des Hafens von Yarmouth ganz ähnliche Schalen fand, wie in Warnemünde.

Die von mir studirten Thiere haben im entwickelten Zustande eine ziemlich langgestreckte Form, mit fast parallelen Seitenrändern, stark gewölbtem Hinterende und ziemlich quer abgestutztem Vorderende. Sie sind etwa 0,28 Mm. lang und 0,15 Mm. breit; doch

1) Catalogue of the recent Foraminifera of Northumberland and Durham; in den Natur. hist. Transactions of Northumberland and Durham. Vol. I. 1865, p. 87—95.

2) Ramon de la Sayra. Hist. phys. de l'isle de Cuba. Foraminifères par A. d'Orbigny. p. 195 u. Taf. XII Fig. 11—13.

3) Brakish-water Foraminifera in den Annals of natur. hist. 1870. Vol. IV, p. 286 u. Pl. XI Fig. 2a—c.

kommen zuweilen auch erheblich grössere und häufig kleinere Exemplare vor. Die einzelnen Kammern springen rundlich vor, zeigen einen fast halbkreisförmigen Querschnitt und sind gewöhnlich ganz in der für die Gattung Quinqueloculina ursprünglich von d'Orbigny als typisch hingestellten Weise so zu einander gelagert, dass man bei der Betrachtung des Thieres von dem hinteren oder vorderen Ende stets fünf äussere rundliche Vorsprünge sieht und bei der Seitenansicht zwischen den beiden zuletzt angelegten, also grössten Kammern, einerseits zwei, andrerseits eine Kammer wahrnimmt, wie das auch in den von Brady gegebenen Zeichnungen ausgedrückt ist. Das hintere Ende jeder Kammer setzt sich durch eine etwas übergreifende kuppenartige Erweiterung von der vorhergehenden ab. Das quer abgestutzte Vorderende reicht etwa bis zum Hinterende der vorhergehenden Windung. Die annähernd halbkreisförmige Endöffnung zeigt niemals einen besonders abgesetzten vorspringenden Randwulst, wie Brady ihn in seinen Zeichnungen darstellt, dagegen finde ich in derselben sehr häufig einen deutlich entwickelten Zahn, den Brady weder zeichnet noch erwähnt. Die jüngsten mir bekannten Formen besitzen eine Schale, welche nur aus einer kugeligen Centralkapsel und einer von dieser abgehenden und sich in einer vollständigen Windung um dieselbe in einer Ebene herumlegenden Röhre besteht (Taf. VI Fig. 20).

In Betreff des Materiales, aus welchem die ganze Schale aufgebaut ist, stimmen meine Wahrnehmungen durchaus mit denjenigen Brady's überein. Es sind keineswegs die Sandkörnchen allein, welche die Schale zusammensetzen, sondern es findet sich eine chitinartige organische Grundlage mit einem geringen Gehalte an kohlensaurem Kalke, an oder in welche mehr oder minder zahlreiche Sandkörnchen verschiedener Grösse eingefügt sind. An jüngeren Schalen ist der Sandbesatz im Allgemeinen spärlicher als bei älteren. Bei manchen Exemplaren ragen die einzelnen Körnchen deutlich über die Oberfläche hervor, bei andern bleiben sie mehr im Niveau der letzteren und lassen dadurch die ganze Schale mehr glatt erscheinen, wie dies bei den von Brady untersuchten Thieren Regel gewesen zu sein scheint.

Die rothbraune Färbung des ganzen Thieres rührt wahrscheinlich zum grössten Theile von der inneren Weichmasse her, doch mag auch die organische Grundlage des Panzers ein wenig gefärbt sein.

Das lebende Thier pflegt durch die eine Panzeröffnung eine

Anzahl langer fadenförmiger Pseudopodien hervorzustrecken, welche sich vielfach theilen und mit einander anastomosiren, auch häufig knotige oder spindelförmige Anschwellungen erkennen lassen. Deutliche Körnchen wurden durchaus nicht immer angetroffen.

In Betreff der Natur des inneren Weichkörpers bin ich über die von M. Schultze an Milioliden gemachten Wahrnehmungen im Allgemeinen nicht hinausgekommen und will nur das hier noch erwähnen, dass ich trotz vieler Bemühungen nur einmal im Innern der nach dem Zertrümmern des Panzers hervortretenden körnigen Sarkode ein ovales bläschenförmiges Gebilde gesehen habe, welches, mit einem nucleusartigen Centralkörper versehen, wohl für einen Kern gehalten werden konnte.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V bis VII.

Tafel V.

Fig. 1. Leere Schale einer Euglypha alveolata, Duj., aus Rabenau bei Dresden. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 2. Eine lebende Euglypha alveolata aus dem grösseren Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Mitte des Körpers.

Fig. 3. Euglypha compressa, Carter, aus einem Teiche bei Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Ansicht des lebenden Thieres von der Seitenkante. Man sieht den im hinteren Theile des Weichkörpers gelegenen hellen Kern und eine pulsirende Vacuole durchschimmern.

Fig. 4. Euglypha compressa, Carter, aus einem Teiche bei Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Ansicht des lebenden Thieres von der flachen Seite. Einstellung auf die Mitte des Körpers. Man erkennt deutlich den grossen wasserhellen Kern mit einigen dunkelen Körperchen in der Mitte; ferner eine grössere und zwei kleinere pulsirende Vacuolen, sowie einige als Nahrung aufgenommene Diatomeen.

Fig. 5. Euglypha globosa, Carter, aus einem Teiche bei Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche. Der grosse helle Kern schimmert durch. Pulsirende Vacuolen sind nicht zu bemerken. Pseudopodien fehlen.

Fig. 6. Der vordere Theil einer Schale von Euglypha globosa, Carter, in der Ansicht von der schmalen Kante des Mündungssaumes.

Fig. 7. Euglypha (wahrscheinlich auch globosa, Carter), ohne Mündungssaum, aus dem nämlichen Teiche, aus welchem Nr. 5 und 6 stammen. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche. Der grosse helle Kern und eine pulsirende Vacuole schimmern durch.

Fig. 8. Ansicht des nämlichen in Fig. 7 von der Seite dargestellten Thieres vom hinteren Ende. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 9. Trinema acinus, Dujardin, aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Mitte. Der im hinteren Theile des Weichkörpers gelegene helle Kern mit Kernkörperchen, sowie die daneben und etwas davor liegende pulsirende Vacuole sind deutlich zu erkennen.

Fig. 10. Trinema acinus, Dujardin, ebendaher. Vergr. $^{800}/_{1}$. Ansicht von der Seite. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 11. Trinema acinus, Dujardin, ebendaher. Vergr. $^{800}/_{1}$. Ansicht von der Seite. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 12. Cyphoderia margaritacea, Schlumberger, aus Rabenau bei Dresd en Vergr. $^{600}/_{1}$. Leerer Panzer. Ansicht von der Seite. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 13. Cyphoderia margaritacea, Schlumberger, aus Rabenau bei Dresden Vergr. $^{600}/_{1}$. Im Weichkörper bemerkt man den hellen Kern und zwei pulsirende Vacuolen.

Fig. 14. Bruchstück eines zerdrückten Panzers einer Cyphoderia margaritacea aus Rabenau bei Dresden. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 15. Bruchstück eines zerdrückten Panzers von Cyphoderia marg. aus Rabenau bei Dresden. Die abgerundet sechseckigen Platten tragen leistenförmige, in V-Form gestellte Verdickungen und decken sich mit ihren Rändern ein wenig dachziegelförmig. Vergr. 1200.

Fig. 16. Bruchstück eines zerdrückten Panzers von einer Cyphoderia margaritacea aus dem Wallgraben bei Rostock. Die regulär sechseckigen Platten liegen mit ihren Seitenrändern aneinander und decken sich wenig oder gar nicht. In der Mitte läuft eine Spalte durch. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 17. Cyphoderia margaritacea, Schlumberger, aus dem Wallgraben bei Rostock. Einstellung auf die Mitte. Man erkennt den Kern mit deutlichem Kernkörperchen und mehrere pulsirende Vacuolen. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 18. Cyphoderia margaritacea, aus der Warnowmündung (Braakwasser). Ansicht schräge von der Seite und etwas von unten. Im Weichkörper wird der Kern mit Kernkörperchen sichtbar, sowie einige pulsirende Vacuolen. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 19. Cyphoderia margaritacea, zwei mit den Panzeröffnungen aneinander haftende Exemplare aus dem von Pfahlmuscheln (Mytilus edulis) der Kieler Bucht abgespülten Schlicke. Man erkennt die Kerne. Vergr, $^{320}/_{1}$.

Fig. 20. Cyphoderia margaritacea aus einer Sandprobe, welche $^1/_2$ Meile vor Warnemünde von dem 9 Faden tiefen Grunde der Ostsee entnommen war. Das Thier sitzt mit seinem ausgezeichnet grossen membranösen Mundsaum einem Steinchen auf. Vergr. $^{400}/_1$.

Fig. 21. Cyphoderia truncata, nova species, aus einem Ostseewasseraquarium. Ein heller Kern schimmert durch. Vergr. $^{600}/_1$.

Fig. 22. Cyphoderia truncata, leere Schale aus einem Ostseewasseraquarium. Vergr. $^{600}/_1$. Einstellung auf die Oberfläche der Schale.

Tafel VI.

Fig. 1 u. 2. Platoum parvum, nov. gen., nov. spec., aus einem Ostseewasseraquarium. Vergr. $^{800}/_1$. Von der flachen Seite gesehen. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 3. Ein Thier derselben Art aus dem nämlichen Aquarium, von der schmalen Seite gesehen. Die eine Seite der hyalinen Schale ist stark eingezogen. Der Weichkörper zu einem kleinen Klumpen contrahirt. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 4 a u. b. Optische Querschnitte des Panzers von zwei Individuen derselben Art. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 5. Gromia granulata, spec. nov., aus dem Wallgraben bei Rostock. Vergr. $^{800}/_1$. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 6. Eine Gromia granulata nach Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure. Vergr. $^{800}/_1$. Die hyaline membranöse Hülle ist ausgedehnt und lässt die rundliche Endöffnung erkennen. Kernmembran und Kernkörperchen ist sehr deutlich geworden.

Fig. 7 u. 8. Gromia socialis, Archer, aus der Warnow bei Rostock, frei im Wasser schwebend. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 9. Zwei Exemplare von Gromia socialis, Archer, aus der Warnow bei Rostock in seitlicher »Conjugation«, von oben (hinten) gesehen. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 10. Eine quer verzogene kriechende Gromia socialis Archer aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 11. Eine anscheinend in der Theilung begriffene Gromia socialis Archer, aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 12. Drei in seitlicher »Conjugation« begriffene Exemplare von Gromia socialis, Archer, aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{1000}/_1$.

Fig. 13. Eine Gromia socialis, Archer, kriechend, aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_1$.

Fig. 14. Spiroloculina hyalina, von Warnemünde. Leere Schale. Ansicht von der Seite und etwas schräge. Vergr. $^{600}/_1$.

Fig. 15. Jüngste beobachtete Spiroloculina hyalina von Warnemünde, leere Schale, a) Ansicht von der Seite,
b) Ansicht von oben. Vergr. $^{600}/_1$.

Fig. 16. Zweikammerige Schale einer Spiroloculina hyalina von Warnemünde,
a) in der Ansicht von der Seite,
b) Ansicht von oben. Vergr. $^{600}/_{1}$.

Fig. 17. Leere Schale einer Quinqueloculina fusca, Brady, von Warnemünde. Ansicht von der Seite. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 18. Leere Schale einer Quinqueloculina fusca, Brady, von Warnemünde, Ansicht vom hinteren Ende. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 19. Lebende Quinqueloculina fusca, Brady, von Warnemünde, mit ausgestreckten Pseudopodien. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 20. Leere Schale der jüngsten beobachteten Quinqueloculina fusca, Brady, von Warnemünde. Vergr. $^{600}/_{1}$.

Tafel VII.

Fig. 1. Pleurophrys amphitrematoides, Archer, aus der Warnow bei Rostock Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 2. Pleurophrys fulva, Archer, aus der Warnow bei Rostock. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 3. Zwei Individuen von Pleurophrys fulva, Archer, in »Conjugation«, aus der Warnow bei Rostock. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Mitte.

Fig. 4. Pleurophrys compressa, spec. nov., aus dem Wallgraben von Rostock, von der schmalen Kante gesehen. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 5. Dieselbe Pleurophrys compressa in der Ansicht von der flachen Seite. Einstellung auf die Oberfläche. Der helle Kern schimmert durch. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 6, 7 u. 8. Pleurophrys lageniformis, spec. nov. aus der Ostsee bei Warnemünde von der Ostseite der Ostmoole. Vergr. $^{600}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 9. Plagiophrys cylindrica, Clap. u. Lachm., aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz. Vergr. $^{800}/_{1}$. Einstellung auf die Oberfläche.

Fig. 10a u. b. Zwei Exemplare von Diplophrys Archeri (Barker), aus der Warnow bei Rostock. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 11a u. b. Zwei Diplophrys Archeri (Barker), mit sehr grossen Fetttropfen. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 12. Vier conjugirte Diplophrys Archeri, Barker. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 13. Elaeorhanis cincta, Greeff, vielleicht Diplophrys Archeri, mit Körnchen und einzelnen Sandstückchen besetzt. Neben dem Fetttropfen ist der helle ovale Kern sichtbar. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 14. Elaeorhanis cincta, Greeff, ähnlich der vorigen, aber mit grösserem Fetttropfen und dichterer Bekleidung von Körnchen und Sandstückchen. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Fig. 15. Elaeorhanis cincta, Greeff, mit einem sehr kleinen Fetttropfen im Innern. Vergr. $^{800}/_{1}$.

Untersuchungen über die Ganglienkörper der Spinalganglien.

Von

Rudolf Arndt.

Hierzu Taf. VIII.

Um die Charaktere gewisser Formen nervöser Substanz genauer studiren zu können, unternahm ich es, wie früher über die Ganglienkörper des Nerv. sympathicus, so jetzt über die der Spinalganglienzellen eingehendere Untersuchungen anzustellen. Wie damals, so benutzte ich auch dieses Mal dazu die ganze Wirbelthierreihe, und Glieder aus jeder ihrer Klassen wurden den betreffenden Untersuchungen unterworfen. Vom Menschen kamen die Ganglia Gasseri, jugularia Vagi und intervertebralia zur Durchforschung, vom Hunde und Meerschweinschen die Ganglia Gasseri und intervertebralia allein, vom Kaninchen blos die letzgenannten, von der Taube und Krähe (Corvus cornix) dagegen blos die erstgenannten, und endlich vom Frosch (Rana temporaria) und von der Plötze (Leuciscus erythrophthalmus) lediglich die intervertebralia.

Die Resultate all dieser Untersuchungen, welche sich danach über die sämmtlichen Spinalganglien bei acht sehr differenten Species erstreckten, zeigten schliesslich eine so grosse Uebereinstimmung, dass ich mich glaubte in Betreff weiterer Nachforschungen bescheiden zu dürfen. Ich schloss meine Untersuchungen ab, und was ich durch sie herausbekommen zu haben glaube, erlaube ich mir auch dieses Mal wieder hierorts zur Kenntnissnahme und etwaigen Prüfung vorzulegen, zumal auch bei ihm gar Manches von dem abweicht, was frühere Forscher davon entdeckt und berichtet haben.

Die zur Untersuchung in Anwendung gezogenen Methoden waren wie die hinsichtlich der sympathischen Ganglienkörper bekannt gemachten auch sehr verschieden. Die Objecte wurden möglichst frisch in Humor aqueus, Serum, Jodserum, Zuckerwasser, 1procent. Kochsalzlösung zerzupft, oder sie wurden dem ebenfalls gelegentlich der sympathischen Ganglienkörper schon angegebenen Macerationsverfahren in 1procent. Essigsäure oder $^1/_2$procent. Salzsäure, in 1proeent. Lösung des neutralen oder $^1/_2$procent. Lösung des doppelt chromsauren Ammoniak unterworfen; oder sie wurden mit Carmin, Indigcarmin, Anilin, Hämatoxylin, Jod, Gold, Silber, Palladium, Osmium gefärbt und dann, je nach dem, in verdünnten Säuren, Glycerin, essigsaurem Kali, Eau de Javelle weiter hergerichtet; oder sie wurden endlich auch mit stärkeren Mineralsäuren, mit gesättigter Oxalsäurelösung, mit Alkalien, Aether, Benzin, Chloroform u. dgl. m. behandelt.

So different nun auch die angeführten Methoden sein mochten, z. B. die möglichst rasche Behandlung mit Humor aqueus des eben getödteten Thieres und die etwa 24 Stunden in Anspruch nehmende mit Palladiumchlorid und nachfolgender Beize mit Eau de Javelle, und so different auch die Bilder auf den ersten Blick erscheinen mochten, welche danach zur Anschauung kamen, im Grunde genommen war ihre Wirkung, wenn man sie nur zu reguliren sich angelegen sein liess, doch nicht so gewaltig verschieden und verhielt sich gleich der, wie wir sie früher bei den sympathischen Ganglienkörpern kennen gelernt haben. Ohne deshalb hier noch einmal näher auf sie einzugehen, werde ich nur gelegentlich, wenn es mir gerade von Belang zu sein scheint, auf sie zurückkommen und verweise im Uebrigen der Kürze wegen auf die hinsichtlich der sympathischen Ganglienkörper selbst gemachten Angaben[1]).

Die Ganglienkörper der Spinalganglien liegen einzeln oder in Gruppen zwischen den sonstigen Bestandtheilen des jeweiligen Ganglion, also zwischen einer Menge bald mehr, bald weniger derben Bindegewebes, einer Menge breiteren und schmaleren Nervenfasern und einer Anzahl von Gefässen, die theilweise in jenem, theilweise zwischen diesen verlaufen. Das Bindegewebe stammt von Perineurium her und bildet das Stroma des Ganglion. Die Nervenfasern

---

1) Untersuchungen über die Ganglienkörper d. Nerv. sympathic. Dieses Archiv Bd. X.

kommen vorzugsweise aus den hinteren Rückenmarkswurzeln — die vorderen Wurzeln ziehen bekanntlich am Ganglion blos vorüber — ; aber eine nicht ganz unerhebliche Anzahl von Fasern dürfte dem Ganglion auch eigenthümlich sein und in ihm entweder endigen oder entspringen. Wo die Ganglienkörper einzeln liegen, scheinen sie blosse Interpolationen in den Verlauf von Nervenfasern zu sein, welche das Ganglion einfach durchsetzen. Wo sie dagegen in Gruppen liegen, sind sie entweder in Reihen angeordnet, die zwischen den Bündeln der genannten Nervenfasern liegen, oder sie bilden Häufchen, die mehr in Bindegewebe gehüllt, eine selbstständigere Entwicklung erfahren haben und jenen Faserzügen blos angelagert sind. Wo das letztere geschieht, zeigen die Ganglienkörper sehr häufig zu einander das von v. Bärensprung[1]) beschriebene Verhalten, nämlich zu vier, fünf, sechs oder noch mehr Läppchen zu bilden, welche an einem Stiel von Nervenfasern sitzen, die mit den einzelnen Zellen in Zusammenhang stehen, d. h. in dieselben einmünden, oder aus ihnen entspringen. Dieser Stiel von Nervenfasern, oder anders gesagt, dieses so entstandene Bündel derselben legt sich früher oder später an ein ganz gleichartig entstandenes an, verschmilzt im weiteren Verlaufe auch noch mit einem dritten oder vierten, und nachdem das geschehen, vielleicht auch noch wieder mit einem stärkeren, das sich in ganz derselben Weise formirt hat und durch seine Elemente, die Fasern, ebenso mit Ganglienkörpern in Verbindung steht wie jenes. Auf diese Weise entsteht dann aber ein traubenförmiger Bau solcher Ganglienkörpergruppen, und dieser ist oftmals in so ausgesprochener Weise vorhanden, dass man v. Bärensprung vollständig Recht geben muss, wenn er denselben mit dem einer Drüse vergleicht. Dagegen ist es meines Erachtens zu weit gegangen, wenn man den Bau des ganzen Spinalganglion mit dem einer traubenförmigen Drüse vergleichen will. Denn ein derartiger Bau einer bestimmten Ganglienkörpergruppe wiederholt sich nicht bei allen solchen Gruppen eines Ganglion, sondern erfährt an verschiedenen Stellen verschiedene Abweichungen, unter anderen z. B. auch in der Weise, dass jeder Körper für sich und unabhängig von seinen Nachbarn mit den vorüberziehenden Nervenstämmen in Verbindung tritt, und ausserdem kommen eben auch noch statt der Häufchen jene

1) von Bärensprung, Beiträge zur Kenntniss d. Zoster. 3. Folge. Charité-Annal. XI, p. 98 u. 99 und Taf. III Fig. 2.

Reihenbildungen vor, deren wir bereits Erwähnung gethan haben. Man sehe z. B. nur in dem Ganglion Gasseri der Krähe und Taube nach, und man wird diese Angabe, wie ich glaube, auf das Ueberzeugendste bestätigt finden. Hat man jedoch diese Thiere nicht gerade zur Hand, so wird man die nöthigen Unterlagen dafür auch bei den bequemer zu erlangenden Säugern finden, sobald man sein Augenmerk nur genauer darauf richtet.

Der Bau eines Spinalganglion würde sich danach aber etwa so machen, dass je nach seiner Grösse an ein oder mehrere Nervenfaserbündel, welche von der Peripherie in die hinteren Wurzeln streben, sich eine Masse von Ganglienkörpern anlagern, die bald zu Läppchen vereinigt, bald in Reihen gelagert oder auch einzeln, einer Menge gleichfalls von der Peripherie aufstrebender Fasern zum scheinbaren Ende beziehungsweise Anfange dienen. Dabei ist indessen nicht ausgeschlossen, dass daneben nicht einzelne wenige solcher Ganglienkörper auch einmal in eine zu den hinteren Wurzeln selbst aufsteigende Faser eingeschaltet sein sollten. Das kommt aller Wahrscheinlichkeit nach vor; allein die Bedeutung eines solchen Ganglienkörpers dürfte doch wesentlich verschieden sein von der der grossen Mehrzahl. Welcher Art sie am Ende sein möchte, haben wir keinen Grund zu erörtern. Dennoch glauben wir mit Bidder annehmen zu dürfen, dass sie sich kaum über den Werth einer einfachen Unterbrechung erheben dürfte und dass der Ganglienkörper selbst kaum mehr als einem bedeutungslosen Zufalle sein Dasein zu verdanken hätte (cf. Fig. 1).

Jeder der in Rede stehenden Ganglienkörper besitzt seine eigene Hülle oder Kapsel, welche bald weiter, bald knapper ihn umschliesst. Ganz besonders eng liegt sie bei den Vögeln und Fischen an; aber auch bei Säugern, z. B. neugeborenen Hunden, sah ich dasselbe. Diese Hülle oder Kapsel ist bindegewebiger Natur, zuweilen ausserordentlich kernreich, zuweilen verhältnissmässig kernarm. Sie ist leicht zerreisslich und mit den Kapseln benachbarter Körper verklebt oder verwachsen. Und je nachdem dieses geschehen ist, lässt sie sich bald leichter, bald schwerer, bald gar nicht sammt ihrem Inhalte isoliren. Dass sie aber niemals sich mit demselben, zum wenigsten bei Säugern isoliren liesse, wie Schwalbe[1]) meint, das beruht, meinen Erfahrungen nach, auf einem Irrthume.

---

1) G. Schwalbe, Ueb. d. Bau d. Spinalganglien u. s. w. Dieses Arch. Bd. IV, p. 56.

Wenn die Kapsel sehr kernreich ist, so scheint sie öfters beinahe nur durch eine Ansammlung dicht gedrängter Kerne gebildet zu werden. Wenn sie kernarm ist, so besteht sie aus einem bald zarteren, bald derberen Häutchen, in welchem hier und da selbst Andeutungen von Fibrillenbildungen hervortreten und in das die einzelnen Kerne wie eingesprengt erscheinen. Diese Kerne sind von verschiedener Grösse, länglich oder rund, lassen meistens, zumal nach Einwirkung von Essigsäure, wonach sie schrumpfen, verbogen und eckig werden, eine grössere Anzahl dunkler Kernkörperchen erkennen, erscheinen öfters aber auch, und besonders nach Anwendung von Ueberosmiumsäure auf sie, vollkommen homogen, allenfalls etwas körnig. Im Uebrigen zeigen sie alle Charaktere, welche uns sonst von Bindegewebskörpern bekannt sind. Sie treten in wechselnder Mächtigkeit auf und bilden in den Kapseln hier eine einfache und dort eine mehrfache Lage. Wo Ersteres sich ereignet, haben wir wohl ausnahmslos es mit runden Kernen zu thun, wo Letzteres Statt hat, sehen wir dagegen sowohl runde als auch längliche. Die runden Kerne aber liegen dann immer zu innerst, dicht am Ganglienkörper selbst, und die länglichen in den obersten Schichten, an der Peripherie oder nahe derselben. Die bezüglichen Angaben von Schwalbe[1]) kann ich demgemäss nicht anders als bestätigen. Aber auch an ein und derselben Kapsel kommen Verschiedenheiten in der Vertheilung und Anordnung der Kerne vor, indem sie an der einen Stelle mehr gehäuft und an der anderen mehr zerstreut liegen. Die dichteste Anhäufung habe ich immer am Abgange der Ganglienkörperfortsätze gesehen (cf. Fig. 2, 3, 6, 7).

Dass es sich bei diesem verschiedenen Verhalten der Kapseln nur um Verschiedenheiten der Entwicklung ihrer Elemente handelt, liegt wohl auf der Hand. Da wo sie sehr kernreich sind, anscheinend nur aus Kernen gebildet werden, haben ihre einzelnen Zellen nur eine sehr geringe Ausbildung erfahren. Sie haben ihren embryonalen Charakter bewahrt. Ihr Protoplasma ist spärlich geblieben und hat sich gewissermassen nur zu einer Art Kitt entwickelt, der die Kerne unter einander verbindet und allenfalls noch eine lockere Verklebung mit der Nachbarschaft, d. i. den anliegenden Kapseln anderer Körper herbeiführte. Wo hingegen die Kerne zerstreut liegen, in ein deutliches Häutchen eingebettet, da ist es zu einer

---

1) l. c. p. 56.

wirklichen Bindegewebsbildung und zwar mit zum Theil deutlich fibrillärem Charakter gekommen. Da sind die zu äusserst gelegenen Zellen mit einander zu soliden Häutchen verschmolzen und öfters gleichzeitig mit denen der benachbarten Kapseln verwachsen. Da haben die zuinnerst gelegenen Zellen sehr gewöhnlich eine besondere, blättchenartige Ausbildung erfahren, doch ohne mit einander zu verschmelzen, und sind zu dem Endothel der Kapseln geworden, auf das uns vor nicht langer Zeit erst Fraentzel wieder aufmerksam gemacht hat, nachdem seine bereits durch Valentin, Henle, Remak, Robin, Rudolf Wagner und Schramm erfolgte Entdeckung in Vergessenheit gerathen war [1]). Dass darum die Kapseln nicht immer gleich leicht zu isoliren sind, ist klar. Von dem Grade ihrer Verwachsung mit der Nachbarschaft wird das abhängen. Ebenso ist ersichtlich, dass ihr Endothel nicht immer in gleichem Maasse von Deutlichkeit vorhanden zu sein braucht, ja dass es sogar fehlen kann. Von dem Grade der Entwickelung und der Menge der Zellen, welche an dem Aufbau der Kapseln sich betheiligt haben, wird dieses wieder abhängen. Es wird das Endothel als solches fehlen bei allen aus protoplasmaarmen, mehr embryonalen Zellen bestehenden Kapseln, weil es bei denselben nicht zu den nothwendigen Differenzirungen gekommen ist; und ebenso wird es fehlen, bei allen nur aus einer Zellenlage bestehenden Kapseln, wie ich sie bei der Plötze, der Krähe und Taube, dem neugeborenen Hunde gesehen habe, weil da das Material mangelte, aus welchem es hervorgehen konnte. Will man indessen, so kann man in einem solchen Falle das einfache Häutchen auch als eine dem Endothel entsprechende Bildung betrachten und so die für alle Fälle noch nicht erreichte Uebereinstimmung herbeiführen. Allein ob man dadurch gerade viel gewönne, ist wohl zweifelhaft. Viel wesentlicher scheint mir zu sein, dass durch diese Verhältnisse erklärt wird, warum über das in Rede stehende Gebilde, das doch unter Umständen so deutlich ausgeprägt ist, noch überhaupt so manche Controverse bestehen kann, und wie sowohl die einschlägigen Auseinandersetzungen Arnold's [2]) als auch Schwalbe's [3]) ihre volle Richtigkeit haben.

---

1) cf. G. Schwalbe l. c. p. 59.

2) J. Arnold, Ein Beitrag zu der feineren Struktur der Ganglienzellen. — Virchow's Arch. Bd. XLI p. 198.

3) G. Schwalbe. l. c. p. 57.

Wo die Ganglienkörper in Gruppen liegen und Läppchen bilden, sind die letzteren, wenn vielleicht auch nicht immer, so doch nachweislich oft noch von einer zweiten gemeinschaftlichen Scheide umgeben, ganz in der Art, wie das von den sympathischen Ganglienkörpern berichtet worden ist [1]). Es ist dadurch hier wie dort die Möglichkeit gegeben, eine Capsula vaginalis propria und communis zu unterscheiden und wollen wir dieses auch hinfort thun. Diese Capsula vaginalis communis zeigt nun je nach dem Verhalten der Capsula vaginalis propria auch ein verschiedenes Verhalten. Sie ist fibrös, wenn jene einen fibrösen Charakter besitzt und besteht aus sehr kernreichem Bindegewebe, d. i. aus einer Ansammlung protoplasmaarmer, mehr embryonaler Zellen, wenn jene daraus besteht; die Ganglienkörper scheinen dann in einem Haufen von Kernen zu liegen, der in voller Wucherung begriffen ist und leicht zu der Annahme verleiten kann, dass ein irritativer Process oder gar eine Neubildung vorliege. Ich habe dieses Verhalten beim Menschen allerdings nur bei zwei paralytischen Geisteskranken gesehen, aber ausserdem auch bei Thieren, unter anderen beim Frosch. Ich bin deshalb auch nicht geneigt anzunehmen, dass bei den betreffenden Menschen ihm ein Reizzustand zu Grunde gelegen und es sich um eine sogenannte Kernwucherung gehandelt habe, sondern glaube, dass viel eher eine Bildungshemmung seine Ursache war, und dass diese vielleicht auch im Nervensysteme auf einem gewissen Punkte eingetreten war und die Widerstandslosigkeit desselben mit sich brachte, durch welche seine endliche Paralyse bedingt ward.

Die Ganglienkörper an sich sind von verschiedener Grösse und sehr mannigfaltiger Gestalt, in ihrem feineren Bau aber von überraschender Gleichmässigkeit. Ihre Grundform ist die einer unregelmässigen, mehr oder weniger flachen Scheibe. Doch kommen insbesondere unter den kleineren Körpern auch mehr birnen- oder keulenförmige vor, und daneben auch solche, die durch scharfe Kanten und Ecken ausgezeichnet sind, eine deutlich polyedrische, namentlich tetraedrische Form besitzen. Ausserdem giebt es jedoch auch noch hin und wieder vereinzelte, welche sich weder in diese noch in jene Kategorie einreihen lassen, sondern ganz eigenthümliche Gestalten haben und sich zuweilen durch eine wahre Monstrosität auffällig machen.

1) l. c. p. 232.

Nach meiner Meinung sind die spinalen Ganglienkörper zum Wenigsten bipolar. Ich glaube indessen mit Koelliker[1], dass unter ihnen auch manche multipolare vorhanden sind und unter diesen wieder vorzugsweise solche, welche neben zwei stärkeren, sehr bald bemerkbaren Fortsätzen noch eine Anzahl feinerer aussenden, die indessen einestheils schon wegen ihrer Feinheit und Blässe leicht übersehen und andererseits auch noch leicht abgerissen und zerstört werden und darum nur ausnahmsweise zur Wahrnehmung kommen. Ich habe nichtsdestoweniger darauf hinweisende, sehr instruktive Bilder in den Intervertebral-Ganglien des Menschen gesehen und eines derselben, das mit Anilinblau behandelt und sehr deutlich war, in Fig. 16 abzubilden gesucht. Es entspricht vollständig den Bildern, welche Max Schultze von zwei sympathischen Ganglienkörpern des Menschen in Stricker's Handbuch der mikroskopischen Anat. p. 128 entworfen hat, und zeigt ausser zwei stärkeren, nahe zusammenliegenden Fortsätzen noch eine Anzahl dünner, blasser, welche vom Ganglienkörper mit breiter Basis entspringen und sich rasch verjüngend nach der Kapsel streben, um zwischen deren Elementen sich zu verlieren. Meinem Dafürhalten nach, das ich allerdings durch Nichts weiter zu stützen vermag, möchten diese Fortsätze wohl die Anfänge feiner Ausläufer, beziehungsweise Nervenfasern sein, welche eine Verbindung mit anderen, namentlich in ein und demselben Läppchen und von derselben Capsula vaginalis communis eingescheideten Körpern herstellen und damit den Kommissurenfasern entsprechen, welche bei den sympathischen Ganglienkörpern von Courvoisier[2]) beobachtet worden sind.

Derartige Bilder sind nun freilich blos selten zu sehen. Dagegen präsentiren solche, an denen zwei Fortsätze unterschieden werden können, sich überaus häufig und kommen, wie ich glaube, immer zur Erscheinung, wenn ihr Substrat, der Ganglienkörper, intakt ist. Allerdings gehört dazu, dass ausser diesem selbst, auch noch seine Kapsel erhalten sei, weil sonst mit ihr seine Fortsätze, oder wenigstens einer derselben leicht abreissen. Allein es ist diese Kapsel ja auch, wie schon erwähnt, gar nicht so schwer zu erhalten.

---

1) Koelliker, Gewebelehre 5. Auflage. p. 319.

2) Courvoisier, Beobachtungen über den sympath. Grenzstrang. — Dies. Arch. Bd. II p. 26 u. Ueber d. Zellen d. Spinalganglien u. s. w. — Dies. Arch. Bd. IV. p. 137.

Wenn man das Präparat nur vorsichtig zerzupft, und nicht zu gewaltig zerrt und reisst, insbesondere nachdem man es vorher einige Zeit in der einen oder der anderen Weise hat maceriren lassen, wird sie an einigen Körpern immer vorhanden sein, und wenn nicht anders, so an den Rändern oder in den Lücken der nicht ganz zerzupften Theile. Jedoch auch an kapsellosen Körpern bekommt man sie mitunter noch zu sehen und vorzugsweise dann, wenn dieselben eine leichte Härtung erfahren haben und es gelang, die Kapsel mittelst Chemikalien zu zerstören, ohne dass sie selbst gleichzeitig wesentlich angegriffen wurden. Bei den überaus weichen und zarten Körpern des Ganglion Gasseri der Vögel hat mir deshalb die Behandlung mit Silbernitrat, Gold- und Palladiumchlorid, hauptsächlich wenn auf die letztere eine Beize, mit Eau de Javelle erfolgte, ganz vortreffliche Dienste geleistet. Silber, sowie Gold und Palladium härten nämlich in den angegebenen Verbindungen die Ganglienkörpersubstanz, vielleicht auch das zugehörige Bindegewebe. Indessen nur letzteres wird von Eau de Javelle, wenn dieselbe nicht zu lange einwirkt — 15—20 Minuten — wesentlich angegriffen und zerstört. Die Ganglienkörpersubstanz bleibt in dieser kurzen Zeit unberührt von ihr und lässt, wenn man vorsichtig mit ihr umgeht, nun auch ihre zarten Ausläufer auf eine gewisse Strecke hin ganz frei erkennen. Und da sieht man denn so oft deren zwei, dass diese Zahl, wenn nicht noch eine grössere, auch bei den schwer isolirbaren Körpern des Ggl. Gasseri der Vögel die Regel zu bilden scheint.

Die ausgesprochenste Bipolarität spinaler Ganglienkörper, die für die Fische von Rudolf Wagner und Bidder schon längst erwiesen, halte ich somit für alle Thierklassen als ausgemacht. Ich halte es für beinahe ebenso unzweifelhaft, dass auch etliche dieser Ganglienkörper multipolar sind; allein giebt es auch unipolare? Von den neueren Beobachtern spricht Arnold[1]) sich darüber nicht bestimmt aus, hält es aber allem Anscheine nach für zweifelhaft. Koelliker[2]) dagegen hält dieselben für die vorherrschenden Formen, Schwalbe[3]) sieht sie wenigstens für die gewöhnlichen an. Bei Säugern und Vögeln hat er nur zwei Mal

1) J. Arnold l. c. p. 200.
2) Koelliker l. c. p. 318.
3) G. Schwalbe l. c. p. 50.

bipolare zu Gesicht bekommen. Courvoisier[1]) und Fraentzel[2]) endlich halten sie für die einzig vorkommenden. Doch hat Fraentzel offenbar auch solche mit zwei Fortsätzen gesehen, hat nur dem einen Fortsatze nicht die Qualität einer Nervenfaser beilegen wollen. Auch Vulpian sieht nach dem Zeugnisse von Henle diese Ganglienkörper für unipolar an, und Henle[3]) selbst kommt nach alledem zu dem Schlusse, dass der Hauptsache nach die unipolaren Körper als die den Spinalganglien der höheren Wirbelthiere eigenthümlichen Ganglienkörperformen zu betrachten seien, da die bipolaren Körper allem Anscheine nach blos auf die Spinalganglien der Fische sich beschränken. Was mich betrifft, so muss ich zugeben, dass die unipolaren Formen in allen Präparaten die am zahlreichsten vertretenen sind; allein die Präparation ist der Grund davon. Ob es wirklich unipolare Ganglienkörper, welche mit Nervenfasern in Zusammenhang stehen, in den Spinalganglien giebt, lasse ich für jetzt dahin gestellt sein. Dass die grosse Anzahl der unipolaren Körper aber, welche man zu Gesicht bekommt, Kunstprodukte sind, d. h. verstümmelt, das unterliegt für mich keinem Zweifel. Entscheidend für die Frage der Unipolarität der spinalen Ganglienkörper kann nur ihre Isolirung mitsammt der zugehörigen Kapsel sein. Jeder aus seiner Kapsel herausgerissene Körper ist ein Torso, hat zum Mindesten Einbusse an seinen Fortsätzen erlitten und ist darum zur Entscheidung jener Frage absolut ungeeignet. In seiner Kapsel erhalten, lässt aber fast jeder wohl entwickelte Körper wenigstens zwei Fortsätze erkennen, allerdings manchmal erst nach vielen Manipulationen, nach Heben und Senken des Tubus, nach Abblenden oder Verstärken des Lichtes, nach Anwendung schiefer Beleuchtung, Anwendung aufhellender Chemikalien, Drücken und Quetschen des Präparates u. a. m.

Die beiden Hauptfortsätze des Ganglienkörpers, durch welche seine Bipolarität bedingt wird, entspringen für gewöhnlich sehr nahe bei einander, aber nicht vom Rande des Körpers, wie so häufig angegeben wird, sondern von einer seiner Flächen — er ist ja meistentheils eine Scheibe — und zwar aus der Nähe des Kernes. In

1) Courvoisier l. c. Bd. IV. p. 134.

2) O. Fraentzel, Beitrag zur Kenntniss von der Struktur d. spinalen und sympath. Ganglienzellen. Virchow's Archiv. Bd. XXXVIII. p. 541.

3) Henle, Handbuch der system. Anat. d. Mensch. Bd. III, 2, p. 22.

vielen Fällen tritt nun jeder Fortsatz für sich ab und zieht seines Weges weiter, eingeschlossen in eine besondere Scheide, welcher er als Fortsetzung der Kapsel mitgenommen hat. In anderen Fällen dagegen nähern sich die beiden Fortsätze und treten dicht aneinander liegend von dem Körper ab. Auch hierbei kann noch jeder seine eigene Scheide von Hause aus von der Kapsel mitnehmen, die dann mit der des anderen nur mehr oder weniger verklebt ist und dabei die verschiedensten Lagen zu ihr einnimmt, unter andern sich auch einmal mehr oder weniger spiralig um sie herumdreht (Fig. 6, 4). Sehr häufig indessen geschieht auch, dass in einem solchen Falle die Fortsätze nur eine einzige, also gemeinschaftliche Scheide von der Kapsel mitnehmen und in dieser eng aneinander gedrückt, bald nebeneinander, bald übereinander, bald umeinander gewunden weiter laufen (Fig. 10, 11, 15). Wie weit sie in dieser Lage indessen verharren, weiss ich nicht. In manchen Fällen jedoch treten sie schon nach kurzer Zeit wieder auseinander, nehmen jeder von der gemeinschaftlichen Scheide sein Theil mit und ziehen, nachdem das geschehen, allein fürbass (Fig. 15).

Die Scheide der Fortsätze trägt immer die Charaktere der Kapsel an sich d. h. ist mehr fibrös, wenn diese fibrös ist und besteht mehr aus embryonalen Zellen, wenn auch diese daraus besteht. Ist die Kapsel mit einem deutlichen Endothel ausgekleidet, so scheint dieses, ganz so wie bei den sympathischen Körpern, auch auf die Scheide der Fortsätze überzutreten, ohne aber erkennen zu lassen, wie weit ungefähr es sie begleitet. Ob die feinen, den Kommissurenfasern Courvoisier's verglichenen Fortsätze auch Scheiden haben, oder blos durch Kanäle der Kapseln ziehen, bin ich ausser Stande anzugeben.

Die beiden in Rede stehenden Fortsätze verlaufen, und unter den zuletzt erwähnten Umständen kann es ja gar nicht anders sein, in der Regel nach ein und derselben Richtung d. i. peripher. Hie und da kommt aber auch einmal ein entgegengesetztes Verhalten zur Beobachtung und die beiden Fortsätze gehen diametral auseinander. Merkwürdig indessen ist dabei, dass sie dann nicht auch gleich diametral entgegengesetzt vom Ganglienkörper entspringen, wie das gemeiniglich angegeben wird und anderwärts auch wirklich öfters vorkommt, sondern dass ihr Ursprung auch in solchem Falle nahe beieinander stattfindet, und ihr entgegengesetzter Verlauf erst durch die abwegige Umbiegung des einen von ihnen eintritt, wäh-

rend der andere die ursprüngliche Richtung unverändert einhält. Bisweilen findet die Umbiegung schon in der Kapsel statt, und der betreffende Ganglienkörper kann oppositipol erscheinen, wie das Courvoisier nennt. Sonst ist er, um dieselbe Terminologie beizubehalten, geminopol. Gewöhnlich aber macht sie sich erst nach dem Durchtritt durch die Kapsel, und der bezügliche Fortsatz geht dann in einem weiteren oder engeren Bogen, wie ein Haken von dem Körper ab (Fig. 9). Mitunter ist dabei der Bogen so klein, unter welchem das geschieht, dass er mit seiner Scheide der Kapsel ganz eng anliegt und dem Ganzen dadurch das Aussehen eines zierlichen Ammoniten verleiht (Fig. 8). Uebrigens kommen aber dann und wann auch wirklich oppositipole Ganglienkörper zur Beobachtung. Einen noch aus anderen Gründen merkwürdigen Körper dieser Art traf ich in einem Intervertebral-Ganglion eines Paralytikers. Er war grösstentheils aus seiner Kapsel herausgerissen und liess über das Verhältniss seiner Fortsätze zu ihm auch nicht den geringsten Zweifel. Fig. 13 ist sein Conterfei, welches ich möglichst treu wieder zu geben mich bemüht habe.

Am meisten muss ich dem Allen zur Folge mich an Bidder anschliessen, der schon 1847[1]) ganz ähnliche Beobachtungen gemacht hat, in dem er fand, dass unter seinen bipolaren spinalen Ganglienkörpern, namentlich bei Säugern, Körper vorkämen, an denen beide Fortsätze oft ganz nahe beieinander entsprängen und wenigstens auf eine gewisse Strecke hin auch denselben Verlauf hätten. Demnächst muss ich aber auch Rudolf Wagner[2]) bis zu einem gewissen Grade Recht geben, weil auch er die Bipolarität der fraglichen Körper erkannt und behauptet hat, obschon er sie durchweg für oppositipol und einfach in den Verlauf der sensibelen Nerven des Ganglions eingeschaltet erachtete. Wenig oder gar nicht dagegen bin ich im Stande mich mit den Ansichten der Forscher zu befreunden, welche gegen die vorherrschende Bipolarität dieser Körper aufgetreten sind, oder sie gar für durchweg unipolar erklärt haben.

Zwar will ich zugeben, dass unter Umständen auch unipolare

1) Bidder, Die Lehre v. d. Verhältniss d. Ganglienkörper zu d. Nervenfasern. Leipzig 1847. p. 31.

2) R. Wagner, Handwörterbuch der Physiologie. Bd. III. 1. Sympathischer Nerv, Ganglienstruktur u. Nervenendigungen. p. 361.

Körper aufstossen können: allein dann sind das Umstände besonderer Art und bedürfen deshalb auch noch der ganz besonderen Rücksichtnahme. Dass Verstümmelungen der Körper eine Unipolarität vorzutäuschen vermögen, ist schon erwähnt worden und soll nicht weiter in Betracht kommen. Dagegen muss ich daran erinnern, dass sowohl Fraentzel[1]) als auch Courvoisier[2]) bereits von zwei Zellen in einer Kapsel berichtet haben, und dass ich[3]) von den sympathischen Körpern gezeigt habe, dass bei ihnen nicht blos ganz dasselbe vorkomme, und die unter ihnen sich findenden Doppelkörper bedinge, sondern dass daselbst auch mehrere Körper zuweilen miteinander mehr oder weniger verschmolzen in ein und derselben Kapsel lägen, ja dass die entwickelten sympathischen Körper wohl überhaupt durch ein solches Verschmelzen von mehreren Zellen hervorgegangen sein möchten. Letzteres dürfte nun freilich bei den spinalen Ganglienkörpern, soweit meine Untersuchungen reichen, wohl kaum der Fall sein. Die spinalen Ganglienkörper dürften der Regel nach nur aus einer einzigen Zelle sich entwickeln. Trotzdem kommen Ausnahmen vor, und auch sie zeigen sich als aus mehreren Zellen entstanden. Beim Meerschweinchen glaube ich das sowohl im Ganglion Gasseri als auch in den Intervertebralganglien Grund gehabt zu haben anzunehmen (Fig. 18—21). Und wie nun bei den sympathischen Ganglienkörpern, welche in ihrer vollen Entwickelung wir nur als bipolare oder multipolare kennen gelernt haben, die etwaigen unipolaren uns nur als anomal entwickelte Formen gegolten haben, namentlich als die nicht zu normalen Körpern entwickelten Bestandtheile der Doppelkörper oder der nur so obenhin verbundenen zahlreichen Körper einer einzigen stets unipolar erscheinenden Kapsel, so werden wir auch hier die uns begegnenden wirklich unipolaren Körper in gleicher Weise zu beurtheilen haben. Die erwähnten Doppelkörper kommen in den Spinalganglien vor. Beim Meerschweinchen habe ich sie bestimmt gesehen (Fig. 17). Fraentzel[4]) sah sie bei menschlichen Embryonen, Courvoisier[5]) beim

1) O. Fraentzel, l. c. p. 550.

2) Courvoisier, l. c. Bd. IV. p. 136.

3) Untersuchungen über die Ganglienkörper d. Nerv. sympathic. — Dies. Arch. Bd. X. p. 232.

4) O. Fraentzel, l. c. p. 550.

5) Courvoisier, l. c. Bd. IV. p. 136 u. Fig. 8.

Frosche. Bei diesen Doppelkörpern habe ich indessen an jedem einzelnen Körper nur immer je einen Fortsatz erkennen können. Nach Courvoisier braucht das aber noch gar nicht einmal der Fall zu sein. Der eine dieser Körper kann sogar fortsatzlos sein. Einzelne der ab und zu auftauchenden, meines Erachtens aber immer seltenen, unverstümmelten, unipolaren Körper dürften deshalb als ehemalige Bestandtheile solcher Doppelkörper anzusehen sein, welche bei der Präparation zerfielen.

Es giebt jedoch ausserdem noch eine andere Art solcher unipolaren Körper und auf diese ist um so mehr aufmerksam zu machen, als sie in der That Veranlassung geben können, den Glauben an das häufigere und gewissermassen normale Vorkommen der unipolaren Körper überhaupt zu befestigen. Hie und da sieht man nämlich mit ihren Kapseln isolirte Körper, die, wie man sie auch drehen und wenden, ziehen und zerren mag, doch immer nur einen Fortsatz erkennen lassen. Es sind das meist kleine Körper, welche aber nicht selten in einer grossen weiten Kapsel liegen und ihren Fortsatz auch in einer grossen und weiten Scheide bergen. Auffällig ist mir indessen dabei stets gewesen, dass dieser Fortsatz sich überaus rasch verjüngte und in einen dünnen Faden auslief und niemals so breit abgebrochen endete, wie das sonst der Fall zu sein pflegt (Fig. 14). Ich habe diese Ganglienkörper bei verschiedenen Thieren, beim Frosch, beim Meerschweinchen, beim Hunde und auch beim Menschen gesehen, habe sie aber für rudimentäre Formen gehalten und glaube, dass sie solche sind, welche sich aus irgend einem Grunde nicht mit Nervenfasern verbunden haben. Es wären danach also auch sie Produkte einer anomalen Entwickelung und deshalb für die Bestimmung dessen, was das Normale, weil Gewöhnliche, nicht von Belang.

Ob übrigens die Fortsätze der Doppelkörper sich je mit Nervenfasern verbinden, muss offene Frage bleiben. Gesehen habe ich es niemals, und wahrscheinlich dünkt es mir auch durchaus nicht zu sein. Es scheint eben, dass ein spinaler Ganglienkörper, damit er seinen physiologischen Zweck erfülle, mit zwei Nervenfasern in Verbindung stehe, wovon die eine wohl als zutretende, die andere als abtretende gedacht werden muss, und dass er somit ein Organ vorstelle, in welchem zugeführte Erregungszustände so verarbeitet werden, dass sie zu specifischen Erregungen anderer Organe werden, nämlich derer, welche die abtretenden Fasern innerviren. Die

spinalen Ganglienkörper würden danach denn auch lediglich als Reflexapparate zu gelten haben und nicht als automatische, was sie sein müssten, wären sie unipolar. Und da die Doppelkörper, anomale Bildungen überhaupt, nach ihrer Organisation — sie sind meist deutlich getrennt (Fig. 17) — nicht Reflexaktionen zu vermitteln geeignet erscheinen, so glaube ich auch nicht, dass sie mit Nervenfasern in Verbindung stehen, sondern dass ihre Fortsätze ebenso wie die der zuletzt besprochenen unipolaren Körper frei endigen.

Wir haben noch in keiner Weise sogenannter apolarer Ganglienkörper gedacht. Es scheint mir aber hier der Ort zu sein, ihrer noch besonders zu erwähnen, da keiner der neueren Untersucher der Spinalganglien, ausser Courvoisier sie noch annimmt und meinen Erfahrungen nach sie nichtsdestoweniger da sind. Doch Courvoisier nimmt sie auch nur in gewissem Sinne an. Es sind für ihn seine sogenannten Beizellen, fortsatzlose Körper, welche mit einem unipolaren in eine und dieselbe Kapsel eingeschlossen liegen und unter anderem auch einmal unsere Doppelkörper bilden helfen. Ich zweifle nicht, dass die Courvoisier'schen Beobachtungen betreffs dieser Körper richtig sind. Ich habe sie aber unter ganz anderen Verhältnissen gesehen, und auf diese will ich näher eingehen, weil sie mir vornehmlich auch wieder für pathologische Fälle von grosser Bedeutung zu sein scheinen.

Neben den bisher beschriebenen Gebilden findet man ganz gewöhnlich und zwar beim Menschen, beim Hunde, Kaninchen, Meerschweinchen, Frosch — wie es bei den Fischen und Vögeln ist, muss ich zweifelhaft lassen — in grösseren oder kleineren Haufen eigenthümliche, den Kapseln der Ganglienkörper ähnliche Bildungen, die bald eine mehr rundliche, in sich völlig abgeschlossene Form besitzen, oder auch mit ein, zwei oder noch mehr schlauchförmigen Verlängerungen zusammenhängen (Fig. 25, 26, 27). Diese Bildungen erinnern ausserordentlich lebhaft an die Zellenkapseln und Zellenschläuche, wie sie im Nerv. sympathicus vorkommen. Allein niemals sind in ihnen Nervenzellen angehäuft, sondern meistens sind sie leere Schläuche ohne all und jeden Inhalt. Je nach der Entwickelung, welche ihre Elemente, die sie bildenden Zellen erfahren haben, sehen sie recht verschieden aus. Gewöhnlich präsentiren sie sich als aus kernhaltigen Häutchen zusammengesetzt. Bisweilen, und das vorzugsweise beim Frosch, erscheinen sie aber auch blos

als ein Convolut protoplasmaarmer, embryonaler Zellen, also ganz wie die ächten Ganglienkörperkapseln und deren Fortsetzungen auf die Fortsätze des zugehörigen Körpers, je nach der Entwickelung, welche sie erfahren haben. In diesen kapselähnlichen Gebilden nun entdeckt man ab und an einen den Ganglienkörpern ähnlichen Körper. Doch ist derselbe stets viel kleiner als die wahren Ganglienkörper, hat immer eine rundliche Gestalt und ist all und jeden Fortsatzes baar. Diese Körper nun halte ich für wirklich apolar, aber wie die oben erwähnten unipolaren ebenfalls für das Resultat einer anomalen Entwickelung und wohl vor Allem einer Bildungshemmung, einer Verkümmerung, z. Th. in Folge ihrer engen Lage, welche ihnen nicht gestattete, an Umfang zuzunehmen. Und umsomehr glaube ich dazu berechtigt zu sein, als diese Körper bisweilen blos aus einem Kerne und einem dünnen hyalinen Mantel um denselben als einziges Produkt des ursprünglichen Protoplasmas bestehen (Fig. 27). Von den Kapselkernen unterscheiden sich diese Kerne durch ihre Grösse und ihren stärkeren Glanz, und vornehmlich schön tritt dieser Unterschied hervor, wenn man das Präparat mit $1/2$ pCt. Salzsäure behandelt und dann mit Fuchsin gefärbt hat. Die in Frage gekommenen Kerne sind dann feurig leuchtend. Andere apolare Ganglienkörper, wie sie im Nerv. sympathicus so häufig vorkommen und die ich als einfache oder hypertrophirte Nervenbildungszellen bezeichnet habe, existiren nach meinen bisherigen Beobachtungen in den Spinalganglien nicht.

Danach aber drängt sich in dieser Beziehung noch eine Frage auf, nämlich: Was haben die Kapseln und Schläuche zu bedeuten, in denen die verkümmerten, unipolaren Körper fehlen? Genaueres darüber in Erfahrung zu bringen, ist mir nicht möglich gewesen und der Vermuthung allein ist daher nur Raum gegeben. Ich denke mir zunächst, dass es Gebilde sind, in denen die ursprünglich vorhandene Nervenzelle, welche gewissermassen zur Entwickelung eines Ganglienkörpers bestimmt war und sich in einer Anzahl solcher Kapseln auch wirklich bis zu einem gewissen Grade entwickelte, aber dann auf der einmal erreichten Stufe stehen blieb, dass diese hier zu Grunde ging. Sie entartete, zerfiel, wurde resorbirt. Allein das ist eben nur eine Vermuthung, die ich augenblicklich am Meisten hege. Denn es kann zu ihrer Bildung ja noch manches Andere den Anstoss gegeben und beigetragen haben. Wichtig indessen ist und bleibt, dass diese Gebilde in ganz normalen Ganglien gesunder

Thiere und Menschen gefunden worden sind und deshalb gelegentlich der Beurtheilung etwaiger pathologischer Processe berücksichtigt werden müssen. Sie tragen hauptsächlich darum, dass sie gehäuft vorkommen, viel zu dem Zustandekommen des schon erwähnten Bildes einer Kern- resp. Bindegewebswucherung bei, dürfen aber nichtsdestoweniger doch nicht zur Annahme einer solchen benützt werden, weil sie physiologische Bildungen sind.

Die Fortsätze der Ganglienkörper der Spinalganglien sind nach den meisten neueren Autoren markhaltig und zwar von ihrem Ursprunge an. Nach Bidder[1]), Courvoisier[2]) soll das Mark der Fortsätze sich mitunter sogar schon über ihrer Ursprungsstelle am Ganglienkörper selbst zeigen und diesen somit wenigstens theilweise überziehen. Dass die Fortsätze markhaltig sind, unterliegt gar keinem Zweifel. Sie sind es häufig mit einer Klarheit und Entschiedenheit, wie es spinale Nerven nur sein können (Fig. 4, 5, 8a). Dass der von Bidder und Courvoisier entdeckte theilweise Marküberzug an manchen Ganglienkörpern auch existirt, ist ebenso wenig fraglich (Fig. 24). Dennoch muss ich erklären: die spinalen Ganglienkörper haben auch marklose Fortsätze. Schon Arnold[3]) hat solcher Erwähnung gethan und glaubt, dass von den beiden Fortsätzen, die er Gelegenheit gehabt hatte an ein und demselben Ganglienkörper wahrzunehmen, der eine immer einer blassen Faser ähnlich war, während der andere sich mehr wie ein Axencylinder verhielt. Arnold hat ganz Richtiges gesehen; aber es ist nicht allgemein gültig. Der wahre Sachverhalt, von dem sich jeder vornehmlich an Macerationspräparaten überzeugen kann, ist der, dass 1. es Ganglienkörper giebt, an denen beide Fortsätze markhaltig sind, von denen es jedoch der eine bisweilen mehr als der andere ist (Fig. 8). Dass 2. es Ganglienkörper giebt, an denen beide Fortsätze marklos sind (Fig. 16), und dass endlich 3. auch Ganglienkörper vorkommen, an denen der eine Fortsatz marklos und der andere markhaltig ist, die also eine Mittelstellung zwischen 1 und 2 einnehmen (Fig. 13). Was das spätere Schicksal der marklosen Fortsätze indessen ist, ob sie in marklose Nervenfasern übergehen oder markhaltige werden, ist mir unbekannt geblieben. So

1) Bidder, l. c. conf. Fig. 1, 5, 8.

2) Courvoisier, l. c. Bd. IV p. 135.

3) J. Arnold, l. c. p. 200.

weit ich sie verfolgen konnte, zeigten sie sich stets als einfache Verlängerungen oder Ausläufer der Ganglienkörpersubstanz, aus der sie gleichsam mit konisch sich verbreitender Wurzel entsprangen.

Was nunmehr die Substanz betrifft, aus welcher die Ganglienkörper bestehen, so ist sie im grossen Ganzen gleich der, aus welcher auch die sympathischen Körper geformt sind, nur mit dem Unterschiede, der dadurch gegeben wird, dass die sympathischen Körper zusammengesetzte Körper sind und die spinalen einfache. Die spinalen Ganglienkörper zeigen sich deshalb nur aus den kleinen sphäroiden Körpern gebildet, welche bei den sympathischen Körpern die Centralsubstanz ausmachen, und haben mich niemals etwas von den Ellipsoiden erkennen lassen, welche bei jenen die Lateralsubstanz zusammensetzen. Obgleich damit die Sache klar gelegt zu sein scheinen dürfte, sehe ich mich dennoch genöthigt, noch einmal näher auf das Verhalten der ganzen fraglichen Substanz einzugehen, zumal bei ihr noch Manches nachgetragen werden muss von dem, was sich im Verlaufe der weiteren Untersuchungen ergeben hat.

Knüpfe ich demgemäss an das an, was sich bei den Untersuchungen der Substanz der sympathischen Ganglienkörper herausgestellt hat, so muss ich sagen, auch die Substanz der spinalen Ganglienkörper besteht aus kleinen, weisslich glänzenden, sphäroiden Körperchen, welche durch eine matt gräuliche, elastisch dehnbare Substanz untereinander verbunden sind und in ihrem Innern einen zerklüfteten Hohlraum enthalten, der von einem dunklen Kügelchen differenter Substanz eingenommen wird. Die sphäroiden Körperchen sammt ihrem Inhalte, die ich nunmehr »Elementarkügelchen der Ganglienkörpersubstanz« nennen will, sind Differenzirungspunkte des Protoplasmas der einstigen Bildungszellen, und die sie verklebende Substanz Reste dieses Protoplasmas in mehr oder weniger verändertem Zustande. Die Elementarkügelchen liegen also gewissermassen eingebettet in dieses Protoplasma und als optischen Ausdruck des dadurch bedingten Verhaltens bekommen wir ein feines grauliches Netzwerk zu sehen, das die lichte, aber von dunkeln, gewimperten Körperchen durchsetzte Substanz nach allen Richtungen durchzieht. Haben sich kleine Stücke oder gar blos einzelne Kügelchen von der Körpermasse losgerissen, was bei einem minder vorsichtigen Verfahren leicht geschieht, so sieht man jedes einzelne Kügelchen von dem Protoplasma, wie von einem zarten,

matten Hofe umgeben, welcher gewöhnlich noch einige fadenförmige Verlängerungen nach verschiedenen Richtungen aussendet (Fig. 28. 29). Ob man in den Kügelchen dann auch noch das dunkle, anscheinend gewimperte Körperchen sieht oder nicht, hängt von der Einstellung ab.

Die Elementarkügelchen liegen nun aber durchaus nicht gleichmässig angeordnet in der Masse des Protoplasma, so dass etwa immer eines dicht neben das andere gefleit wäre, sondern, und das ist für die sympathischen Ganglienkörper nachzutragen, sie liegen in ihm der Hauptsache nach zu Gruppen vereinigt. Drei, vier, sechs und noch mehr derselben, welche unter sich durch ein feines Protoplasmanetz zu einem Häufchen verbunden sind, werden noch von einem besonderen Protoplasmamantel umgeben und erst durch diesen wieder mit anderen, ganz gleich verbundenen und von einem gleichen Protoplasmamantel umhüllten verklebt (Fig. 28). Es entstehen auf diese Weise in der Ganglienkörpersubstanz anscheinend zwei Netzformen, ein engmaschiges und ein weitmaschiges. Der Natur der Sache nach wird das letztere an der Oberfläche und am Kerne, wo ihm in demselben eine Unterlage gegeben ist, von der es sich scharf abheben kann, am deutlichsten zu erkennen sein. Es ist das auch thatsächlich der Fall, und die betreffende Beobachtung von Arnold[1]) erhält dadurch ihre volle Bestätigung. In gleicher Weise erhalten dadurch viele Körper die eigenthümliche netzige Zeichnung, welche manche Darsteller ihnen verliehen haben und die unter Anderen sehr schön von Koelliker in seiner Gewebelehre in Fig. 215 p. 316, einen Körper des Ganglion Gasseri des Kalbes, und in Fig. 182 p. 255 einen sympathischen Ganglienkörper des Frosches darstellend, wiedergegeben worden ist.

Nur nach den Fortsätzen hin und um den Kern herum zeigen die Elementarkügelchen eine mehr gleichmässige Lagerung und lassen Reihenbildungen erkennen. In der Nähe des Kernes sind dies sehr scharfe Kurven, welche den Kern selbst theilweise kreisförmig umgeben (Fig. 13). Nach den Fortsätzen zu sind es dagegen ziemlich schwache Kurven oder auch gerade Linien, die aus der Nähe des Kernes auftauchend sich immer dichter und dichter aneinander legen, sich zu immer wenigeren sammeln und schliesslich auf eine geringere Zahl reducirt, aber fast parallel untereinander ange-

1) J. Arnold. l. c. p. 200.

ordnet, in den entsprechenden Fortsatz übergehen (Fig. 13). Ich habe diese Verhältnisse sehr schön an den Ganglienkörpern der Intervertebralknoten eines Tabikers gesehen, welcher durch mehr als drei Jahre bettlägerig gewesen war, weil er seine Beine nicht zu brauchen vermochte. Ich habe sie aber auch bei Kaninchen gefunden (Fig. 12), und in allen Fällen machten sie den Eindruck, als ob sich aus der Ganglienkörpermasse in der Nähe des Kernes zwei Ströme dunkler Lineamente sammelten, von denen der eine in den einen, der andere in den anderen Fortsatz abfloss. Es würde das so viel bedeuten, als dass das unregelmässig netzige Protoplasma um den Kern herum sich zu regelmässigen Zügen anordnet, welche nach den Fortsätzen hin vielfach miteinander verschmelzen, und schliesslich zu einigen wenigen verschmolzen, in diesen selbst als die sogenannte parallele Strichelung auftreten, welche bereits von den verschiedensten Beobachtern darin erkannt worden ist. Denn diese sogenannte Strichelung, die durch dunkle Linien und Striche bedingt wird, welche wieder der Mehrzahl nach von ebenso dunklen Körnchen ausgehen, muss meines Erachtens als optischer Ausdruck der ganzen Züge angesehen werden, welche wir niemals in toto zu übersehen vermögen, sondern immer nur in einzelnen Theilen, wie es gerade die Anordnung der Elementarkügelchen in ihrem Nebeneinander und Uebereinander erlaubt.

Da nun der eine Fortsatz als Ende des zutretenden, der andere als Anfang des abtretenden Nerven zu denken ist, so würde anzunehmen sein, dass jener durch den einen Strom von Lineamenten, um den Ausdruck beizubehalten, in das netzförmige Protoplasma der Ganglienkörpersubstanz sich auflöste, dieser durch das andere sich aus ihm sammelte. Der netzförmige Theil des Protoplasma der Ganglienkörpersubstanz wäre danach also eingeschoben zwischen die beiden mehr linear angeordneten Theile desselben, d. i. die Einstrahlung der Fortsätze, und wäre denn damit allerdings auch als der eigentliche Functionsträger der Ganglienkörper anzusehen.

Ausser den beschriebenen Bestandtheilen der Ganglienkörpersubstanz, die ich für wesentliche, sie immer constituirende halte, finden sich in ihr aber auch noch manche andere, mehr zufällige abgelagert. Ich bin indessen nicht über alle ins Klare gekommen. Ich erwähne darum von ihnen auch blos kurz die Courvoisierschen Degenerationskügelchen, die sich ganz unter denselben Verhältnissen wie bei den sympathischen Körpern finden, ferner sehr

grosse rundliche oder längliche, je nach der Einstellung röthlich oder grünlich schillernde Körper, welche ich in grösserer oder geringerer Zahl bei Winterfröschen antraf und endlich das gelbbraune Pigment, das wegen seiner Lagerung mir von Bedeutung zu sein schien.

Es wird dieses Pigment nicht überall vorgefunden. Ich habe es nur in den Ganglienkörpern des Menschen und Kaninchen gesehen und selbst bei denen des Frosches vermisst, in dessen sympathischen Körpern es doch einen so regelmässigen Bestandtheil abgiebt. Was ist der Grund davon? Am Alter der Thiere kann es nicht gelegen haben. Die untersuchten Frösche waren grosse, ausgewachsene Thiere. Die Plötze, die grösste, deren ich habhaft werden konnte, ein über fusslanges Geschöpf; die Meerschweinchen, alte, nicht mehr tragende Weibchen. Es scheint nicht immer denselben Ursprung zu haben, besteht das eine Mal mehr aus gelblichen Kügelchen, in deren Innerem ein dunkles Körnchen abgelagert ist, also möglicher Weise aus veränderten Elementarkügelchen der Ganglienkörpersubstanz, das andere Mal mehr aus unregelmässigen, vielfach verbogenen, wie geschrumpften Schollen, über deren muthmassliche Entstehung ich mir nicht schlüssig geworden bin. Was indessen an dem besagten Pigment interessant ist, das bekanntlich niemals in der Ganglienkörpersubstanz zerstreut, sondern stets auf einen, nur selten auf zwei Haufen angesammelt vorkommt, es liegt unter allen Umständen am Uebergange der Einstrahlung der Ganglienkörperfortsätze in das netzförmige oder reticuläre Protoplasma des Körpers selbst. Da nun dieser Uebergang immer in der Nähe des Kernes erfolgt, wie wir das eben kennen gelernt haben, so ist es natürlich, dass man es auch immer in der Nähe dieses gefunden und es schliesslich auch mit ihm in irgend einen, wenn auch noch so lockeren Zusammenhang gebracht hat. Wenn zwei Häufchen vorhanden sind, so können dieselben auch einmal confluiren (Fig. 13), das Charakteristische der Erscheinung trüben und den Anschein erwecken, als ob dadurch Ausnahmen von jener Regel herbeigeführt würden, oder diese überhaupt in Frage zu ziehen sei. Allein ein genaueres Zusehen wird vor einem möglichen Irrthume bewahren und das eine Häufchen als aus zweien bestehend erkennen lassen, von denen jedes dann mit seiner Hauptmasse an dem angegebenen Orte liegt. — Man sollte glauben, dass aus diesem Befunde sich Bestimmungen in Bezug auf die Qualität der einzelnen Fortsätze müssten machen lassen. Denn da in der Regel nur ein Pigment-

häufchen vorhanden ist, so muss dieses zu dem bezüglichen Fortsatze in ganz bestimmtem Zusammenhange stehen. Indessen es ist mir bis jetzt nicht gelungen, Sicheres darüber auszumitteln. Dennoch habe ich den Eindruck gewonnen, als ob da, wo zweierlei Fortsätze sind, ein markhaltiger und ein markloser oder markarmer, das Häufchen an der Einstrahlung des markhaltigen beziehungsweise markreicheren gelegen war.

Hinsichtlich des chemischen Verhaltens der Ganglienkörpersubstanz hätte ich nicht so viel dem hinzuzufügen, was wir von ihr bereits durch die sympathischen Körper kennen gelernt haben. Doch will ich ausdrücklich hervorheben, wiewohl es sich so ziemlich von selbst versteht, dass, wo damals von Grundsubstanz schlechtweg gesprochen wurde, sowohl die Summe der Elementarkügelchen gemeint war, welche als besonderen Begriff wir erst heute fixirt haben, als auch das weiche Protoplasma, in das sie eingebettet sind. Da nun aber diese beiden Substanzen sich gegen die verschiedenen Reagentien verschieden verhalten, so ist es natürlich, dass unsere bei den sympathischen Körpern gemachten Angaben, so weit wir das bis jetzt können, präcisirt werden müssen.

Wir hatten schon damals die Elementarkügelchen als den weniger reactionsfähigen Theil der Grundsubstanz hingestellt. Wir müssen das heute wiederholen und erklären, dass sie im Ganzen genommen sich doch recht indifferent verhalten, und dass die hauptsächlichsten Veränderungen in der Ganglienkörpersubstanz bedingt werden durch die Veränderungen, welche ihr weiches Protoplasma und die dunkelen Körnchen in den Elementarkügelchen erleiden. Alle Färbemittel wirken vorzugsweise, oft ganz allein, nur durch ihren Einfluss auf jene. Erst nach längerer Zeit und bei stärkerer Concentration der Färbemittel werden auch die Elementarkügelchen afficirt und von manchen Stoffen in ganz anderer Weise. So werden sie durch Ueberosmiumsäure so gut als gar nicht, durch Silber gewöhnlich nur gelb oder gelbbraun, in seltenen Fällen auch graulich durch Chlorgoldnatrium gradatim blass lila, dunkel lila, violett mit einem Stich ins Röthliche, durch Chlorgoldkalium in derselben Weise aber mit einem Stich ins Grauliche, durch Palladiumchlorid, und das scheint mir von grosser Wichtigkeit zu sein, einfach gelb gefärbt, während das weiche Protoplasma und die in ihnen gelegenen dunklen Körperchen sich schwärzen.

Daneben scheinen die Elementarkügelchen auch sonst sich nur

wenig zu verändern, dagegen das genannte Protoplasma offenbar zu erhärten, schrumpfen und so obenhin besehen, zu festen Fäden zu erstarren. Natürlich können diese aber nicht da sein, weil es ja nicht fadenförmige Züge sind, in denen es sich ausbreitet, sondern mantelförmige Umhüllungen um die einzelnen und dann wieder zu Gruppen vereinigten Elementarkügelchen. Die anscheinend fadenförmigen Bildungen sind darum aber nichts Anderes, als der Ausdruck eines Querschnittes davon, wie er gerade durch die Einstellung des Tubus gegeben ward. An allen durch die zuletzt genannten Mittel hergerichteten Präparate lassen sich deshalb auch die Verhältnisse, denen das Protoplasma untersteht, ganz besonders gut studiren, namentlich wenn die betreffenden Agentien ziemlich concentrirt waren und durch längere Zeit einzuwirken vermochten. Ich habe Silbernitrat und Palladiumchlorid in 1 pCt. und Goldkalium- oder Natriumchlorid sowie Ueberosmiumsäure in $^1/_5$ pCt. Lösung durch 24 Stunden und länger angewandt und war mit den gewonnenen Resultaten durchaus zufrieden. Die die Elementarkügelchen zu Gruppen vereinigenden Protoplasmazüge traten breit und knotig hervor. Die Elementarkügelchen der Gruppen selbst waren sehr zusammengedrängt und erschienen in ihrer Gesammtheit als grössere glänzende sphäroide Körper mit einem helleren Mittelpunkte. Dieser rührte aber nicht von einem besonderen dort befindlichen Körper her, sondern war einfache Brechungserscheinung. Seine verschwimmenden Contouren einerseits, sein Verschwinden und Ersetztwerden durch die Elementarkügelchen mit ihren dunklen Körperchen und dem sie verkittenden Netzwerke andererseits, sobald man zweckentsprechend die Einstellung änderte, bewies das hinlänglich. Die auf solche Weise vorgetäuschten soliden sphäroiden Körper bilden nun einen Theil derjenigen, welche mir schon bei den sympathischen Ganglienkörpern auffällig gewesen waren [1]) und mich in manche Zweifel versetzt hatten. Zum Theil hatte ich geglaubt, sie mit den Ellipsioden jener Körper in Zusammenhang bringen zu können, zum Theil sie als gewöhnliche Elementarkügelchen ansehen zu dürfen. Das war nun aber nicht richtig und die Fig. 15, 18, 19, welche jener Arbeit beigegeben sind, sind demgemäss umzudeuten. Die dort als einfache sphäroide Körper, d. i. als Elementarkügelchen gedeuteten Körper sind als Gruppen derselben aufzufassen, welche als solche

1) l. c. p. 218.

nur nicht sogleich erkannt wurden, weil die Präparation dafür ungünstig eingewirkt hatte. Von den Ellipsoiden unterscheiden sich diese Gruppenkörper bei einiger Aufmerksamkeit leicht. Die Ellipsoiden als Transformationen einer Zelle, hauptsächlich ihres Kernes, zeichnen sich stets durch 1 oder 2 scharf contourirte Kernkörperchen aus. Die Gruppenkörper haben nichts dem Analoges aufzuweisen. Uebrigens gaben zersetzende Flüssigkeiten in zweifelhaften Fällen auch noch leicht Aufschluss. Denn da die Elementarkügelchen sehr viel resistenter sind als das Protoplasma, so werden sie von diesen auch ungleich später angegriffen und aufgelöst, und das geschieht selbst dann noch, wenn härtende Flüssigkeiten, Gold, Silber, Palladium zuvor auf dasselbe eingewirkt haben. Durch Alkalien, Aether, Chloroform, Benzin, Opalsäure, vor Allen durch Eau de Javelle wird man sich davon zur Genüge überzeugen können.

Die spinalen Ganglienkörper haben gewöhnlich blos einen Kern. Nur selten kommen deren auch zwei oder gar drei vor. Doch habe ich zwei Kerne wiederholt beim Meerschweinchen und Hunde, sowohl dem neugeborenen als auch dem erwachsenen gesehen und in vereinzelten Fällen wie Courvoisier[1]) auch beim Frosche. Einmal traf ich selbst beim Meerschweinchen sogar drei Kerne in einem Körper an. Die Kerne sind verhältnissmässig gross und im Allgemeinen der Grösse der Ganglienkörper entsprechend, d. i. sie sind grösser in grossen und kleiner in kleineren Körpern. Sie sind ausserordentlich dünn und flach und deshalb oftmals nur schwierig zu erkennen. Beim Menschen, beim Hunde, beim Meerschweinchen habe ich häufig Ganglienkörper angetroffen, welche kernlos zu sein schienen und erst bei längerer Betrachtung oder nach Färbung mit Fuchsin sich als kernhaltig zu erkennen gaben. — Der grösste Theil der Kerne erscheint einfach contourirt. In jedem Präparate trifft man aber auch etliche an, die unzweifelhaft doppelte Contouren besitzen. Ich erachte auch hier, wie bei den sympathischen Körpern als wesentlichsten Grund dafür eine nicht ganz richtige Einstellung des Tubus und einen Falz, der längs des Kernrandes hinzieht und bei frei gewordenen Kernen, die auf der Kante stehen, auch wohl zu erkennen ist. Die Substanz der Kerne scheint im Allgemeinen sehr solid zu sein. Feinkörnig, beinahe homogen erschien sie mir beim Menschen, Meerschweinchen, Frosch, mehr grobkörnig, zumal in

---

1) Courvoisier, l. c. Bd. IV. p. 133.

Osmium- und Silberpräparaten beim erwachsenen Hunde. Bei Menschen und der Taube liess sie hin und wieder die radiäre Anordnung ihrer Elementarbestandtheile erkennen, auf die Koelliker zuerst hingewiesen hat und die wir bei den sympathischen Körpern gleichfalls kennen gelernt haben [1]). Sie ist allem Anscheine nach auch hier sehr quellungsfähig und zeigt dasselbe Vermögen sich mit Farbstoffen zu imbibiren und durch Säuren und Alkalien aufzuhellen, das wir auch dort zu beobachten Gelegenheit gehabt haben.

Der Regel nach hat jeder Kern nur ein Kernkörperchen, das seiner Grösse proportional ist und bei einigem Umfange noch wieder ein kleineres Körperchen, den Mauthner'schen Nucleolulus in sich enthält. Viele Kerne haben aber auch mehrere Kernkörperchen und zählte ich deren drei wiederholt beim neugeborenen Hunde in Osmium- und Silberpräparaten, vier beim Meerschweinchen in Präparaten, die mit carminsaurem Ammoniak und $^1/_2$ pCt. Essigsäure behandelt worden waren, zwei bei der Taube und Krähe in frischen mit Humor aqueus hergestellten Objecten. Ausserdem giebt es aber auch noch Kerne, welche ein grösseres und mehrere kleinere, bis 4—6 Kernkörperchen enthalten und sah ich solche von der Plötze in Präparaten, welche mit 1 pCt. Kochsalzlösung zubereitet worden waren, als auch bei der Taube in den mittelst Humor aqueus hergestellten. Fäden indessen sah ich den Kern nie durchsetzen und muss ich mich deshalb auch hier den sogenannten Kernfäden gegenüber einfach negirend verhalten.

Der Kern liegt kaum einmal im Mittelpunkte des Ganglienkörpers, sondern, um den Courvoisier'schen Ausdruck zu gebrauchen, wohl immer excentrisch. Mitunter liegt er wie in einem helleren Raume, und es dürfte nicht unmöglich sein, dass die zu concentrischen Kreisen resp. Hülsen oder Schalen um den Kern angeordneten Elementarkügelchen und Protoplasmazüge den Grund für diese Erscheinung abgäben. Doch wage ich darüber augenblicklich noch kein bestimmtes Urtheil zu fällen und spare mir dasselbe für einen andern Ort auf.

Wo zwei Kerne vorhanden sind, sind dieselben meist verschieden geartet. Einer von ihnen erscheint entweder noch matter als gewöhnlich und macht den Eindruck, als ob er dünner und atropisch geworden sei, oder er ist um vieles kleiner, mit nur einem dunklen

---

1) l. c. p. 222.

Punkte als einzigem Kernkörperchen versehen und sieht aus, als ob er verkümmert oder verschrumpft wäre. Jenes habe ich beim Hunde wahrzunehmen geglaubt, dieses beim Meerschweinchen (Fig. 20). Ich bin der Meinung, dass Ganglienkörper, wo dergleichen vorkommt, aus zwei Bildungszellen hervorgegangen sind, wie die Doppelkörper, deren wir schon oben gedacht haben, dass bei ihnen aber eine vollständige Verschmelzung und vorwiegende Entwickelung der einen Zelle stattfand, während bei den Doppelkörpern beide Zellen getrennt blieben und sich ziemlich gleichmässig ausbildeten. Natürlich nehme ich eine ganz gleiche Entwickelung auch für den Körper mit drei Kernen an, der in Fig. 21 abgebildet ist und einem Intervertebralknoten des Meerschweinchens entstammt, und bin der Meinung, dass seine sehr unregelmässige, ja geradezu monströse Gestalt nicht zum Wenigsten für diese Ansicht spricht. Entscheidende Untersuchungen sind indessen darüber nicht anzustellen, weil einkernige Ganglienkörper die Regel bilden und mehrkernige doch mehr nur zufällige Gebilde sind, auf deren Anwesenheit nicht immer zu rechnen ist.

Courvoisier[1]) hat uns noch mit einer besonderen Art von Kernen in den spinalen Ganglienkörpern bekannt gemacht, den sogenannten Polarkernen. Es seien das kleine, den Kapselkernen sehr ähnliche, nur weniger glänzende Körperchen, die mit 1—2 hellen Pünktchen (Nucleoli) aber ohne Saum gewesen seien, der als Zellsubstanz hätte gedeutet werden müssen. Dieselben haben zu ein bis zwölf um die Abgangsstelle der Nervenfasern herumgelegen und seien eben deshalb Polarkerne von ihm genannt worden. Auch ich habe entsprechende Gebilde gesehen (Fig. 23), bin aber ausser Stande gewesen, zwischen ihnen und unzweifelhaften Kapselkernen wesentliche Unterschiede feststellen zu können. Man muss sich nur erinnern, dass 1. nicht alle Kapseln eines Ganglion dieselbe Entwickelung erfahren haben, dass vielmehr eine grosse Anzahl derselben aus Zellen gebildet wird, welche einen beinahe embryonalen Charakter bewahrt haben, während andere von eigentlichen Zellen kaum mehr etwas erkennen lassen, dass 2. nicht einmal in ein und derselben Kapsel alle Kerne auf die gleiche Entwickelungsstufe gelangt sind, die inneren öfters rund geblieben sind, während die äusseren länglich wurden, und man wird begreiflich finden, dass ein

1) Courvoisier l. c. p. 132.

Unterschied, der blos durch geringeren Glanz bedingt, nicht zwingen kann, an die Existenz zweier Kernarten weiter zu glauben. Ich halte jene Kerne deshalb einfach für Kapselkerne, welche bei der Präparation sich von der Kapsel trennten und am Ganglienkörper haften blieben. Auch Schwalbe[1]) nimmt an, dass dergleichen vorkomme. Warum aber jene Kerne gerade am Abgange der Fortsätze haften bleiben, ergiebt sich daraus, dass dort überhaupt die meisten Kerne liegen, und dass durch den Abgang der Fortsätze die bequemsten Haftstellen für sie geschaffen wurden (Vgl. Fig. 22—24).

Die spinalen Ganglienkörper erscheinen sonach den sympathischen gegenüber als verhältnissmässig einfache Körper. Während diese der Regel nach aus Zellencomplexen hervorgegangen und auch Zellencomplexen entsprechend zu sein scheinen, stammen jene nur von einer einzigen Zelle ab und sind auch blos einer Zelle äquivalent. Darin liegt denn aber auch der hauptsächlichste, ja ich möchte sagen, der einzige durchgreifende Unterschied zwischen beiden Ganglienkörper-Arten, und alle übrigen scheinen ihm gegenüber nur von untergeordneter Bedeutung zu sein. Es ist möglich, dass weitere Untersuchungen noch dem einen oder anderen von diesen letzteren ein grösseres Gewicht verleihen werden. Zur Zeit jedoch müssen wir wohl darauf verzichten so Etwas zu unternehmen, wollen wir nicht den Verdacht zu künsteln auf uns laden. Und wir halten das für um so mehr gerathen, als doch auch in mancher Hinsicht zwischen beiden Arten eine grosse Uebereinstimmung herrscht und das feinste Detail beider sich mit den zu Gebote stehenden Hülfsmitteln geradezu als das Nämliche erwiesen hat.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Fig. 1. Schema der Zusammensetzung eines Spinalganglion, bestehend aus Nervenfasern und Ganglienkörpern mit meistentheils nach derselben Richtung (peripher) abgehenden Fortsätzen. a. Ganglienkörper und Längsreihen, b. einzeln oder zu lockeren Bündeln vereinigt, c. zu traubenförmigen Läppchen angeordnet, d. interpolirter Ganglienkörper, e. Ganglienkörper mit anscheinend nach entgegengesetzter Richtung verlaufenden Fortsätzen.

Fig. 2. Ganglienkörper mit zwei dicht aneinander liegenden Fortsätzen in

1) G. Schwalbe, l. c. p. 56.

sehr kernreicher Bindegewebskapsel. Aus dem Ganglion Gasseri hominis. Serumpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 3. Ganglienkörper mit zwei dicht aneinander liegenden Fortsätzen und etwas weniger kernreicher Kapsel. Ebendaher. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 4. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen Fortsätzen, die aus der Nähe des Kernes entspringen, in ähnlicher Bindegewebsscheide. Aus einem Intervertebralganglion des Meerschweinchens. Carminpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 5. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen Fortsätzen, die aus der Nähe des Kernes entspringen, und einem Pigmentflecken an der Wurzel des einen Fortsatzes in einer verhältnissmässig kernarmen Kapsel. Serumpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 6. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen Fortsätzen, welche aus der Nähe des Kernes entspringen, in einer nur wenig kernhaltigen, theilweise zerrissenen Scheide. Aus einem Intervertebralganglion des Meerschweinchens. — Carminpräparat mit Essigsäure behandelt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 7. Ganglienkörper aus einem Intervertebralganglion des Meerschweinchens. Carminpräparat mit Essigsäure behandelt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 8. Ganglienkörper mit zwei Fortsätzen, einem geraden markreichen a und einem gebogenen, markarmen b. — Aus dem Ganglion Gasseri hominis. Serumpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 9. Ganglionkörper mit einem geraden und einem hakenförmig gebogenen Fortsatze. Aus einem Intervertebralganglion des Meerschweinchens. Carminpräparat mit Essigsäure behandelt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 10. Kleiner Ganglienkörper mit zwei dicht zusammengedrängten markhaltigen Fortsätzen in einer einzigen Scheide. Aus einem Intervertebralganglion eines alten Kaninchens. Kochsalzpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 11. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen, stellenweise um einander gedrehten Fortsätzen in ein und derselben Scheide. Aus einem Intervertebralganglion der Plötze. Kochsalzpräparat mit Fuchsin gefärbt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 12. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen Fortsätzen in ein und derselben Scheide, mit deutlichen Einstrahlungen der Fortsätze in die Ganglienkörpersubstanz und einem Pigmenthäufchen an der einen der Einstrahlungsstellen. Aus einem Intervertebralganglion des Kaninchens. Kochsalzpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 13. Ganglienkörper mit einem markhaltigen Fortsatze a. und einem marklosen b. sowie deren Einstrahlungen in die Ganglienkörpersubstanz, welche um den Kern herum concentrisch geschichtet erscheint. Der markhaltige Fortsatz a. degenerirt. Am marklosen Fortsatze b. noch ein Stück Kapsel. Pigmenthaufen aus zwei Häufchen zusammengeflossen. Präparat aus einem Intervertebralganglion eines Tabikers mittelst doppelt chroms. Ammoniaks hergestellt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 14. Unipolarer Ganglienkörper mit sich allmählich verjüngendem Fortsatze in weiter Scheide. Aus einem Spinalganglion des Meerschweinchens. Carminpräparat mit Essigsäure behandelt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 15. Ganglienkörper mit zwei markhaltigen, sich stellenweise umwindenden Fortsätzen in derselben Scheide, die sich später theilt um jeden der sich trennenden Fortsätze besonders einzuscheiden. Aus dem Ganglion jugulare Vagi hominis. Präparirt in neutralem chromsauerem Ammoniak. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 16. Ganglienkörper mit zwei langen blassen Fortsätzen und einer Anzahl kurzer, lanzettförmiger, welche in der Kapsel enden. Aus einem Intervertebralganglion eines Tabikers. Präparat mit neutr. chromsauer. Ammoniak und Anilinblau hergestellt. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 17. Hüllenloser Doppelkörper aus dem Ganglion Gasseri des Meerschweinchens. Carminpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 18. 19. Hüllenlose Ganglienkörper mit zwei Kernen, wahrscheinlich durch Verschmelzung zweier Bildungszellen entstanden. Carminpräparat ebendaher. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 20. Hüllenloser Ganglienkörper mit zwei Kernen, von denen der eine verstümmelt ist. Carminpräparat ebendaher. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 21. Hüllenloser Ganglienkörper mit drei Kernen, wahrscheinlich durch Verschmelzung von drei Zellen entstanden. Aus einem Intervertebralganglion des Meerschweinchens. Vergr. $^{10000}/_{1}$.

Fig. 22. Ganglienkörper mit anhaftenden Kernen und faserartigen Theilen seiner Kapsel. Aus dem Ganglion Gasseri des Meerschweinchens. Carminpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 23. Ganglienkörper mit anhaftenden Kapselkernen am Abgange eines Fortsatzes. (Polarkerne.) Ebendaher. Carminpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 24. Ganglienkörper mit anhaftenden Kapselkernen und einem markhaltigen Fortsatze, dessen Mark sich bis auf den Ganglienkörper selbst hinzieht. Ebendaher. Carminpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 25. Drei faser- resp. schlauchförmige Bindegewebsbildungen ohne weiter erkennbaren Inhalt. Aus dem Ganglion Gasseri des Meerschweinchens. Präparirt in neutralem chromsauerem Ammoniak. Vergrösserung $^{1000}/_{1}$.

Fig. 26. Kapselartige Bindegewebsbildung ohne weiter erkennbaren Inhalt. Aus dem Ganglion jugulare Vagi hominis. Präparirt in neutralem chromsauer. Ammoniak. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 27. Kapselartige Bindegewebsbildung mit einem grossen runden Kerne, der von einem lichten Hofe umgeben ist, in ihrer Mitte. (Rudimentärer Ganglienkörper.) Salzsäurepräparat mit Fuchsin gefärbt. Vergrösserung $^{1000}/_{1}$.

Fig. 28. Ganglienkörpersubstanz. Palladiumpräparat. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Fig. 29. Ganglienkörpersubstanz. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

Die Heitzmann'schen Haematoblasten.

Von

Prof. **E. Neumann** in Königsberg in Pr.

C. Heitzmann hat vor Kurzem in mehreren Aufsätzen[1]) Beobachtungen über Blutbildung im Knorpel, Knochen und anderen Geweben mitgetheilt, welche wohl unzweifelhaft nicht von mir allein mit einigem Befremden aufgenommen worden sind. Obwohl ich vorläufig nicht in der Lage bin, Herrn Heitzmann in alle Details seiner Beobachtungen zu folgen, und an denselben Kritik zu üben, so kann ich doch nicht unterlassen, hier meinen Standpunkt denselben gegenüber darzulegen, da Heitzmann in einer der erwähnten Abhandlungen (Untersuch. über d. Protopl. III. die Lebensphasen des Protopl. p. 9) meine am Knochenmarke hinsichtlich der Entwicklung von Blutkörpern gewonnenen Erfahrungen[2]) zu seinen Befunden in eine Beziehung bringt, welche von einem völligen Missverständnisse meiner Angaben zeugt. Er identificirt nämlich die von mir beschriebenen Uebergangsformen zwischen farbigen und farblosen Blutkörpern mit seinen Gebilden »haematoblastischer Substanz«. Hiergegen muss ich mich verwahren und kann darin nur eine Verdunklung der von mir ermittelten Thatsachen erblicken, welche der neuen, nach meinem Dafürhalten todtgebornen Haematoblastenlehre sehr fernstehen.

---

1) Heitzmann, Studien am Knorpel und Knochen; über die Rück- und Neubildung von Blutgefässen im Knochen und Knorpel. Wiener Medic. Jahrb. 1872 u. 73. — Untersuchungen über das Protoplasma I—V. Wiener Akad. Bericht Bd. 67 und 68.

2) E. Neumann, Bedeutung des Knochenmarks für die Blutbildung. Archiv für Heilkunde Bd. X.

Um die letztere würdigen zu können, ist es durchaus erforderlich, die eigenthümlichen Anschauungen zu kennen, zu welchen Heitzmann in Betreff der verschiedenartigen, theils durch Altersunterschied, theils durch pathologische Prozesse (Entzündung) bedingten Zustände des Protoplasma's gelangt ist, und es sei mir daher gestattet, dieselben zunächst in einigen Worten vorzuführen.

Nach H. stellt »das jüngste Protoplasma ein compaktes Klümpchen dar, sieht homogen aus, hat eine gelbe Farbe von verschiedener Intensität und Nuancirung, starken Glanz und die Eigenschaft, sich mit Carminlösung tief roth und nach Behandlung mit Goldchlorid violett zu färben, so dass die gelbe Farbe neben der violetten erhalten bleibt«. Die späteren Veränderungen bestehen in der Ansammlung von Flüssigkeit in Vacuolen, wodurch das ursprünglich compakte Protoplasma zu einem Fach- oder Maschenwerk auseinandergetrieben wird. Dies geschieht zuerst an der Peripherie und das noch nicht differencirte compakte, gelbe Centrum erscheint sodann als Kern; erfolgt die Bildung des Fach- oder Maschenwerkes auch im Kerne, so können auch hier wieder compakte kleine Centren als Kernkörperchen zurückbleiben (»Zellenschema der Autoren«); endlich, wenn die Differencirung das ganze Klümpchen betroffen hat, auch Kern und Kernkörperchen nicht mehr sichtbar sind, befindet sich das Protoplasma auf dem Uebergange zur Bildung einer Grundsubstanz. Dieselben Veränderungen macht das Protoplasma, so lehrt uns H. weiter, bei der Entzündung durch, jedoch in umgekehrter Reihenfolge, es kehrt dabei in den durch compakte Beschaffenheit, starken Glanz und gelbe Farbe charakterisirten Jugendzustand zurück und zwar in der Weise, dass, wo Kern oder Kernkörperchen noch erhalten waren, diese zuerst und die sie umgebende Substanz erst später sich verjüngen, dass hingegen, wo Kern oder Kernkörperchen im Protoplasma fehlen, durch die Verjüngung desselben in gewissen Centren neue Kernkörperchen resp. Kerne entstehen (so z. B. in dem in die Grundsubstanz nach H. stets eingeschlossenen Protoplasma).

Hieran schliesst Heitzmann nun folgende Theorie der Entwicklung von rothen Blutkörpern: das Protoplasma in dem erwähnten Jugendzustand ist »haematoblastische Substanz«, kleine Klümpchen dieser Substanz, von H. als Haematoblasten bezeichnet, können direct (!) zu rothen Blutkörpern werden; somit ist die Möglichkeit der Entwicklung dieser überall gegeben,

wo sich jugendliches Protoplasma befindet, sei es, dass noch von der Entwicklungszeit dasselbe als solches verblieben ist wie z. B. an den Ostificationsrändern in den Zellen des Knorpels oder dass es in Folge eines Entzündungsprocesses aus vorgeschrittenen Lebensphasen in seinen Jugendzustand zurückgekehrt ist. Die Blutbildung erfolgt entweder insulaer, wenn die Haematoblasten frei zwischen andern Protoplasmamassen liegen oder intravasculaer, wenn eine peripherische Schicht haematoblastischer Substanz durch Bildung einer grösseren Vacuole sich zu einer hellen Blase, der ersten Anlage eines Gefässschlauches, umbildet. Die Haematoblasten gehen aus der haematoblastischen Substanz durch einfache »Absplitterung« oder »Zerklüftung« hervor; über ihre sehr wechselnde Form erfahren wir, dass sie theils »Leistchen«, theils »mit feinen Spitzen versehene Klümpchen«, theils »Scheibchen« oder »Klümpchen, von traubigem Aussehen«, oder endlich »dünne von kleinen Vacuolen durchbrochene Plättchen« vorstellen, in allen Uebergängen zu »Körpern vom Aussehen rother Blutkörper mit deutlicher Doppelcontour (in Chromsäure-Präparaten!) und einer napfförmigen Vertiefung«. Sie werden in ihrem Aussehen durch Chromsäure und Holzessig nicht wesentlich verändert, sind auch nach Alkohol-Terperthinbehandlung vollkommen gut kenntlich und färben sich, wie die haematoblastische Substanz, in Goldchlorid violett mit Erhaltung des gelben Glanzes.

Es ist nun in der That ebenso leicht, den Nachweis zu führen, dass diese Heitzmann'schen Haematoblasten mit den von mir in dem Knochenmarke aufgefundenen Entwicklungsstufen von rothen Blutzellen Nichts gemein haben. — H. selbst würde darüber sicher nicht einen Augenblick in Zweifel geblieben sein, wenn er es der Mühe werth gefunden hätte, letztere nach den von mir angegebenen Vorschriften aufzusuchen — als es schwierig ist, sich vorzustellen, dass aus solchen Proteus-artig in ihrer Form wechselnden Bildungen die so typisch gestalteten Blutzellen hervorgehen können.

In ersterer Hinsicht wird es genügen, wenn ich, ohne die von mir am angeführten Orte gegebene ausführliche Beschreibung meiner Uebergangsformen zwischen farblosen und farbigen Blutkörpern zu wiederholen, darauf hinweise, dass ich die Identität derselben mit denjenigen Bildungen betont habe, welche bei Embryonen allgemein als in der Entwicklung begriffene rothe Blutzellen anerkannt sind, nämlich mit den kernhaltigen rothen Blutzellen. Während

also die Anwesenheit eines oder mehrerer Kerne (resp. Kernrudimente) ein integrirendes Attribut meiner Uebergangsformen ist, stellt Heitzmann als charakteristisch für seine Haematoblasten gerade ihre ganz homogene, nicht differencirte Beschaffenheit hin. Jene stellen meist kugelrunde, seltener ellipsoidische Massen dar und haben stets schön abgerundete Contouren, die Haematoblasten dagegen zeichnen sich durch die Mannichfaltigkeit ihrer Formen oder, man könnte sagen, durch ihre grosse Formlosigkeit aus, indem ihre Form ebensowenig einem Gesetz unterliegt, wie die Form von Splittern, in welche eine an sich homogene Substanz zertheilt wird. Derselbe Unterschied gilt in Betreff der Grösse, ich finde, dass meine Uebergangsformen innerhalb nicht weit auseinanderliegender Grenzen (0,006 hr 0,009 Mm.) schwanken, unter den Splittern der haematoblastischen Substanz finden sich natürlich, wie Heitzmann's Abbildungen lehren, neben sehr grossen auch sehr kleine Splitter. Diese werden uns ferner stets als stark glänzende Gebilde vorgeführt, ich finde dagegen die in der Entwicklung begriffenen rothen Blutkörper meistens (vom Kern abgesehen) nicht durch stärkere Lichtbrechung, sondern nur durch ihre Farbe von der umgebenden (wässrigen) Flüssigkeit unterschieden, demnach ohne Glanz und von zarten Contouren.

Nicht minder müssen letztere auf die von Heitzmann seinen Haematoblasten zugeschriebene beneidenswerthe Widerstandsfähigkeit gegen Reagentien verzichten; ich bin ausser Stande, jene an anderen Präparaten, als solchen, welche dieselben in ihrem natürlichen Medium enthalten, mit Sicherheit aufzufinden. Ich will zwar nicht leugnen, dass es durch ein besonders darauf gerichtetes Studium gelingen wird, dieselben in gewissen Reagentien, wie z. B. Glycerin, Ueberosmiansäure, Chromsäure, chromsauren Salzen etc. in ganz bestimmten Concentrationen in einem kenntlichen, nur wenig oder doch in charakteristischer Weise veränderten Zustande zu conserviren, wie es ja bekannt ist, dass auch die kernlosen rothen Blutkörper in den genannten Mitteln ganz gut erhalten werden können. Jedenfalls sind jene Körperchen aber viel empfindlicher als die letzteren und viel zarter anzugreifen, während Heitzmann bei der Behandlung seiner Haematoblasten mit Reagentien durchaus nicht scrupulös sein durfte; um sie in ihrem frischen, lebenden (?) Zustande zu sehen, bedient er sich eines Zusatzes von ½proc. Kochsalzlösung oder verdünnter Müller'scher Flüssigkeit,

er findet, dass dieselben in Knochen, die durch Chromsäure oder Holzessig entkalkt werden, nicht wesentlich verändert sind und scheint selbst auf den Grad der Concentration dieser Flüssigkeiten keinen besonderen Werth zu legen, da er sich über denselben wenigstens aller Angaben enthält; auch Salzsäure zeigte sich brauchbar, um Studien über Haematoblasten anzustellen und Alkohol-Terpenthin-Behandlung that denselben keinen Abbruch. Jedenfalls erfreuen sie sich also im Gegensatz zu meinen Uebergangsformen einer recht kräftigen und zähen Constitution.

Eine besondere Berücksichtigung verdient die von Heitzmann seinen Haematoblasten zugeschriebene gelbe Färbung, da sie hierin allerdings einen Berührungspunkt mit den von mir beschriebenen Bildungen zu haben scheinen. Es kann mir natürlich nicht in den Sinn kommen, zu behaupten, dass dieser Angabe Heitzmann's eine optische Täuschung zu Grunde liege, aber es wird erlaubt sein, in Frage zu stellen, ob die von ihm gesehene gelbe Färbung seiner Haematoblasten durch Blutfarbstoff bedingt war. Dieser Zweifel hat, wie mir scheint, seine volle Berechtigung in dem Umstande, dass, wie angeführt, Heitzmann nicht nur den Haematoblasten, sondern überhaupt jedem Protoplasmakörper in seinem ursprünglichen Zustande sowie den Kernen und Kernkörperchen in gewissen Entwicklungsstadien des Protoplasma's eine gleiche gelbe Färbung zuschreibt. Nun ist es wohl jedem Mikroskopiker bekannt, dass das Protoplasma der Zellen, namentlich wenn man es in ganz frischem Zustande untersucht, wie z. B. farblose Blut- oder Eiterkörperchen im Humor aquens, dass ferner die Kerne und die Kernkörperchen in vielen Fällen einen leicht gelblichen Schimmer darbieten und dass dieser um so mehr hervortritt, je stärker der Glanz dieser Gebilde. Zwischen diesem ins Graue spielenden gelblichen Schimmer und dem grünlichen Gelb des Blutfarbstoffes finde ich aber einen durchaus specifischen Unterschied, zu dessen Feststellung es einer genaueren physikalischen, etwa spektroskopischen Untersuchung durchaus nicht bedarf, vorausgesetzt, dass die untersuchten Körper sich wirklich in ihrem natürlichen, durch keine Reagentien veränderten Zustand befinden. Unterscheidet man zwischen diesen beiden verschiedenen Arten gelber Färbung nicht, so kommt man als unmittelbare Consequenz der Heitzmann'schen Lehren zu dem parodoxen Resultat, dass die Zellen des embryonalen Leibes bei ihrem ersten Aufbau sämmtlich gelb sind und der Eintritt der

Blutbildung sich durch Beschränkung der gelben Färbung auf gewisse Zellen charakterisirt, während doch die Embryologen gerade in dem Auftreten einer gelben Färbung in der bis dahin ungefärbten Embryonalanlage den Beginn der Blutbildung erkennen und darüber sehr genaue Zeitangaben zu machen im Stande sind.

Dass Heitzmann in der Beurtheilung der gelben Färbung nicht skeptisch genug verfahren ist, folgere ich auch daraus, dass er die gelbe »haematoblastische Substanz« sich durch Carmin intensiv roth färben lässt, während doch der Blutfarbstoff, wie man es an den rothen Blutkörpern sieht, eine Imbibition mit Carmin bekanntlich ausschliesst. Ueber das Goldchlorid fehlt es mir an hinreichender eigener Erfahrung, doch ist mir auch aus den Angaben anderer Autoren nicht bekannt, dass sie durch dasselbe eine »violette Färbung mit Erhaltung der gelben Farbe« an den gefärbten Blutzellen eintreten sahen, wie Heitzmann es bei der »haematoblastischen Substanz« fand. Ebenso spricht die Behauptung desselben, dass die Kerne resp. Kernkörperchen in dem »Zellenschema der Autoren« sowie die ersten Anlagen der Blutgefässe aus gelber haematoblastischer Substanz beständen, gegen die Identificirung dieser mit der gelben Substanz der Blutkörperchen. Kerne oder Kernkörperchen, welche die eigenthümliche grünlich gelbe Farbe der Blutkörperchen darboten, sind bisher noch von keinem zuverlässigen Autor beschrieben worden und Bizzozero, der bei seinen ersten Bemühungen, meine Angaben zu prüfen, dergleichen im Knochenmarke zu finden wähnte [1]), hat sich später [2]) davon überzeugen müssen, (was Heitzmann entgangen zu sein scheint), dass die im Knochenmarke vorkommenden Uebergangsformen, meiner Beschreibung entsprechend, einen farblosen Kern und eine gelbe Zellsubstanz besitzen. Was aber die jungen Gefässanlagen — nach H. durch Vacuolenbildung ausgehöhlte haematoblastische Substanz — betrifft, so liegen gerade darüber aus neuester Zeit zahlreiche sorgfältige Untersuchungen vor, ohne dass auch nur ein anderer Untersucher an denselben die gelbe Farbe des Blutfarbstoffes bemerkt hätte.

So wenig ich nun Positives über die eigentliche Bedeutung der H.'schen Haematoblasten zu sagen vermag, so sicher scheint es mir

---

1) Bizzozero, Gazetta medica Italiana. — Lombardia 1868. Nr. 46.

2) Derselbe, sul midollo delle ossa Napoli 1869.

nach dem Obigen, dass wir in ihnen keine in Bildung begriffenen rothen Blutkörper vor uns haben. Auf eine Blutbildung dürfen wir nach allen vorliegenden gesicherten Erfahrungen einstweilen nur da schliessen, wo wir die aus dem Embryo seit lange bekannten kernhaltigen rothen Blutzellen finden, von denen ich nachgewiesen habe, dass sie während des ganzen Lebens im rothen Marke der Knochen vorkommen. An den Orten und unter den Verhältnissen, wo nach Heitzmann eine Blutbildung stattfindet, kann ich sie nicht statuiren. An den Ossificationsrändern der Knorpel, wo übrigens vor Heitzmann schon Aeby[1]) »kernartige Gebilde, von denen die allmählichsten Uebergänge, namentlich auch in Bezug auf die Abplattung, bis zum fertigen Blutkörperchen sich vorfinden« beschrieb, habe ich, wie bereits an anderem Orte[2]) erwähnt ist, vergeblich nach kernhaltigen rothen Blutzellen gesucht, ebenso wenig ist mir ihre Auffindung gelungen in dem fungösen Gewebe, welches sich bei der Entzündung der Knochen, Knorpel oder Beinhaut bildet oder in irgend welchen anderen Entzündungsheerden. Für das entzündete Knochenmark habe ich sogar ein Verschwinden der normal in ihm vorkommenden Uebergangsformen constatiren können[3]). Den Carmalt-Stricker'schen Erfahrungen an der Frosch-Cornea (Wien. Med. Jahrb. 1871) kann ich deshalb keinen entscheidenden Werth in dieser Frage beimessen, weil sie nur an Goldpräparaten gewonnen sind.

---

1) Aeby, über die Symphysis ossium pubis d. Menschen nebst Bemerkungen zur Lehre vom hyalinen Knorpel und seiner Verknöcherung. Zeitschr. f. rationelle Medizin 3. Reihe Bd. IV. p. 54.

2) E. Neumann, Bemerkungen über das Knorpelgewebe u. d. Ossificationsprocess. Archiv f. Heilkunde. Bd. XI. p. 424.

3) Vgl. meine vorläufige Mittheilung im Centralbl. f. d. medizin. Wiss. 1869 Nr. 19.

Ueber Bindegewebszellen.

Von

W. Waldeyer.

Hierzu Taf. IX.

Seit der bekannten Publication Ranviers[1]) über den Bau der Sehnen und des lockeren Bindegewebes hat die Lehre von der Form und Gestalt der Bindegewebszellen eine nicht unwesentliche Aenderung erfahren. Das »spindelförmige Bindegewebskörperchen« Virchows hat der »cellule plate« Ranviers weichen müssen. Namentlich haben Schweigger-Seidel, Schwalbe und dessen Schüler, ferner W. Flemming, Axel Key, G. Retzius u. A. nachgewiesen, dass die protoplasmaarmen platten Zellen Ranviers in den verschiedensten Abtheilungen der Bindesubstanzen die herrschenden Formen sind, und es ist soweit gekommen, dass man bei der Erwähnung einer Bindegewebszelle, wie früher an ein spindelförmiges Körperchen, so jetzt an eine platte dünne protoplasmaarme Zelle denkt.

Ranvier selbst[2]) hat in der letzten Zeit seine Untersuchungen auf verschiedene Formen des Bindegewebes, namentlich auch auf die Bindesubstanz des Centralnervensystems, ausgedehnt. Die kürzlich dort von Boll[3]) als verbreitetste Zellenform der Bindesubstanz angesprochene sogenannte »Deiters'sche Zelle« erkennt er nicht an, sondern findet auch hier überall seine platten Zellen. Es sind

1) Des éléments cellulaires de tendons etc. Archives de Physiologie 1869. Bd. II p. 471.

2) Sur les éléments conjonctifs de la moelle épinière. Compt. rend. LXXVII. Nr. 22. p. 1299.

3) Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Berlin 1873.

übrigens, wie hier, um Missverständnissen zu begegnen, noch kurz bemerkt sein mag, die platten Zellen der Sehnen und der übrigen Bindesubstanzgebilde schon lange vor Ranvier bekannt gewesen. Henle und Koelliker erwähnen sie bereits in ihren Lehrbüchern; besonders ist einer Publication Hoyers: »Ein Beitrag zur Histologie bindegewebiger Gebilde«, Arch. für Anat. und Physiol. von Reichert und Du Bois-Reymond 1865, zu gedenken, in der sie gut beschrieben werden. Weitere historische Notizen in dieser Beziehung enthält die unter W. Krause's Leitung gearbeitete Dissertation von Adickes: »Zur Histologie des Bindegewebes. Göttingen 1872«.

Die Irrthümer, welche Ranvier in seiner ersten Beschreibung der platten Sehnenzellen begangen hatte, sind zum Theil von Boll[1]) zum Theil von Grünhagen[2]) corrigirt worden. Ranvier erkennt dieselben in seiner neuesten Arbeit über diesen Gegenstand[3]) an und liefert nunmehr eine Beschreibung der Sehnenzellen, welche sich im Wesentlichen an Grünhagen's Darstellung anschliesst.

Demnach sind die Sehnenzellen keine einfachen Platten, sondern sind mit blattförmigen Anhängen versehen, stellen also, wie man einfach sagen könnte, »zusammengesetzte Platten« dar. Ich komme weiter unten auf die genauere Beschreibung dieser interessanten Zellenform zurück.

Der Erste, welcher dieser Zellenform bei den Bindesubstanzen gedenkt, ist meines Wissens Koelliker; er spricht wenigstens in seinem Handbuche der Gewebelehre, 5. Auflage 1867 p. 74, von »ganz unregelmässig abgeplatteten, mit blatt- oder hautförmigen Abzweigungen versehenen Bindegewebszellen«. Von späteren Autoren sind ausser Grünhagen und Ranvier noch Bizzozero[4]), der gleichzeitig mit Ranvier auch die platten Sehnenzellen beschrieben hat, und neuerdings Stefanini[5]) zu erwähnen. Ranvier fügt in seiner vorerwähnten neuesten Publication den Sehnenzellen

1) Dieses Archiv Bd. VII.

2) Notiz über die Ranvier'schen Sehnenkörper. Dieses Archiv Band IX. 1873.

3) Archives de physiologie normale et pathologique par Brown-Séquard, Charcot, Vulpian. II. Sér. T. 1. p. 181. 1874.

4) Rendiconti del R. istituto Lombardo 19 Agosto 1869 e 24 Febr. 1870. — S. a. Moleschotts Untersuchungen Bd. 11. Hft. 1. 1872.

5) Sulla struttura del Tessuto tendineo. Torino, 1874.

noch die Zellen einer anderen Localität, die der Schenkelfascie bei Fröschen hinzu. Von diesem Theile seiner Arbeit wird später noch die Rede sein.

Im Nachfolgenden beabsichtige ich das Ergebniss einer Reihe von Untersuchungen über die Bindesubstanzen mitzutheilen, welche wesentlich die Form der gewöhnlichen platten Bindegewebszellen, das Verhalten ihrer Kerne und die Beschreibung einer besonderen Art von Bindesubstanzzellen zum Gegenstande haben. Ich wünschte damit hauptsächlich einer zu weit getriebenen Generalisirung der Anschauung, dass die reifen fixen Bindegewebszellen überall nur als einfache schmächtige, schleierähnliche Platten auftreten, mich gegenüber zu stellen.

I. Die sogenannten platten Zellen des fibrillären Bindegewebes.

Unter dieser Bezeichnung fasse ich die Zellen des lockeren fibrillären Bindegewebes und des geformten fibrillären Bindegewebes, der Sehnen und der fibrösen Häute, zusammen, welche sämmtlich bis auf die Sehnenzellen und die Zellen der Schenkelfascie vom Frosch (s. vorhin die Notiz über Ranviers neueste Arbeit) noch keine richtige Schilderung ihrer Form erfahren haben. Wie vorhin erwähnt, stellen die Sehnenzellen keine einfachen rechtwinkligen Platten dar, wie sie früher von Ranvier, Ponfick[1]) u. A. beschrieben wurden, sondern es sind complicirte Gebilde, die man am besten wohl als »zusammengesetzte Platten« bezeichnet und mit der Form eines »Schaufelrades« vergleicht, nur dass die Zusammensetzung nicht so regelmässig ist, wie bei diesem. Eine klare Vorstellung von der Form dieser Zellen gewinnt man auch auf folgende Weise: Man öffne ein Buch derart, dass man seine Blätter in 4—5—6 Gruppen auseinanderhält, die unter verschiedenen Winkeln aufeinanderstossen; das Ganze macht dann im Grossen ungefähr denselben Eindruck, wie eine Sehnenzelle im Kleinen. Man hat es also nicht mit einer Platte zu thun, sondern mit mehreren, die in verschiedener Weise unregelmässig aneinander gefügt sind. An den Rändern sind diese Platten nicht geradlinig abgeschnitten, sondern laufen in zahlreiche feine Fäden, oft von beträchtlicher Länge, aus, die bei zwei benachbarten Zellen auch unterein-

1) Zum feineren Bau der Sehne, Centralblatt f. die med. Wissensch. 1872.

ander organisch verwachsen sein (anastomosiren) können. Ich gehe hier nicht specieller auf den Bau der Sehnenzellen ein, da in Kurzem von einem meiner Laboranten, Dr. Alexander, die Texturverhältnisse der Sehne näher erörtert werden sollen, sondern beschränke mich auf den Bau der fixen Bindegewebszellen in den fibrösen Häuten und im sog. lockeren Bindegewebe.

Es hat sich mir durch eine grosse Anzahl von Untersuchungen frischer und in verschiedener Weise behandelter Präparate herausgestellt, dass der soeben kurz geschilderte Bau der Sehnenzellen wiederkehrt bei den sogenannten fixen Zellen der fibrösen Häute und auch des lockeren Bindegewebes. In der That sind diese Zellen weder einfache kernhaltige Platten noch Spindeln, sondern zusammengesetzte Platten, deren eine, die wir kurz als »Hauptplatte« bezeichnen wollen, für gewöhnlich den Kern trägt. Die übrigen Platten sind weniger umfangreich und erscheinen wie kleinere Flügel, die unter spitzem oder nahezu rechtem Winkel an die Hauptplatte angesetzt sind, und die ihrerseits, ebenso wie die Ränder der Hauptplatte, in viele kleine fadenförmige Fortsätze auslaufen. Wo Bindegewebsfibrillenbündel vorhanden sind, schmiegen diese sich in die Hohlkehlen ein, welche zwischen zwei aneinanderstossenden Platten oder Flügeln bestehen. Niemals liegen jedoch die Zellen den Bündeln selbst unmittelbar an, sondern sind durch eine mehr oder minder stark entwickelte interfasciculäre, bez. interlamelläre Kittsubstanz von der eigentlichen Fibrillenmasse getrennt, so dass die Zellen selbst wieder in Hohlräume dieser Kittsubstanz (Safträume, v. Recklinghausen) eingesargt sind. Auch über dieses Verhältniss der Bindegewebszellen zur fibrillären und interfibrillären bez. interfasciculären Grundsubstanz wird binnen Kurzem in einer andern Mittheilung ausführlicher verhandelt werden.

Bei der Flächenansicht frischer Präparate sind die verschiedenen winklig aneinander gefügten Platten der Zellen meist nur sehr schwer zu sehen, wie es ja begreiflich ist. Doch erkennt man bei einiger Aufmerksamkeit sehr bald an zarten, quer, schräg oder längs zur Oberfläche der gerade en face liegenden Platte (wir wollen diese der Einfachheit wegen als Hauptplatte bezeichnen) verlaufenden Linien die Kantenzeichnungen der winklig angesetzten Nebenplatten. Dieselben erscheinen meist als Striche oder Linien, vielfach aber auch deutlich, bei etwas schräger Lage, als in der Verkürzung gesehene Platten.

Die Zahl derselben kann sehr wechseln; meist sind nur wenige Nebenplatten vorhanden, 2—3; über 5—6 Nebenplatten kommt man selten hinaus; in manchen Fällen ist nur eine Nebenplatte zu sehen. Es giebt auch Zellen, an denen man keine Nebenplatten erkennt; doch ist das nicht die Regel.

Isolirt man die Zellen, nachdem dieselben in situ gefärbt sind, so zeigen sich die verschiedenen Platten stets sehr deutlich. Das Verfahren, welches sich hierbei mir am Besten erprobt hat, ist folgendes: Man bringe das zu untersuchende Gewebe in einem leicht gespannten, möglichst der natürlichen Spannung entsprechenden Zustande mit einer Schutzleiste (um allen Druck zu vermeiden) in Serum unter das Deckglas. Dann setze man vom Rande her einige Tropfen gut bereiteten Ranvier'schen Pikrocarmins hinzu, schütze vor Verdunstung und lasse das Präparat unter dem Deckglase sich recht intensiv färben. Nachher wasche man das Pikrocarmin mit einem durch Fliesspapier erzeugten Strome verdünnten, möglichst neutralen Glycerins aus. Mitunter kann man dann schon, falls die Färbung gut gelungen ist, an den so in situ erhaltenen Zellen recht gut die Plattenzusammensetzung erkennen; oder man zerzupft vorsichtig mit scharfen Staarlanzen, wobei man immer eine Anzahl von Zellen isolirt erhält. An solchen isolirten Gebilden kann man sich dann ohne Mühe von der Richtigkeit der vorher gegebenen Beschreibung überzeugen. Nur ist auf einen Umstand Rücksicht zu nehmen, den nämlich, dass die isolirten Zellen sehr häufig arg verstümmelt und verunstaltet erscheinen; die Platten sind zerknittert, eingerollt, zum Theil abgerissen, gefaltet, wie das bei der Zartheit dieser Bildungen nicht anders sein kann, wenn man die verhältnissmässig rohe Procedur erwägt, wie sie auch das schonendste Zerzupfen immer noch darstellt.

Das, was von Boll (l. c.) als »elastischer Streifen« an den Sehnenzellen beschrieben worden ist, stellt nichts anderes vor, als die Kantenansicht einer Nebenplatte (die Hauptplatte wieder als en face erscheinend gedacht). Der beste Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liegt darin, dass man an jeder Sehnenzelle mehrere solcher Streifen sehen kann, welche an Zahl den Nebenplatten entsprechen, und dass dieselben Streifen auch an den Bindegewebszellen der Dura mater, der Cutis, der Cornea, des lockeren Bindegewebes etc. erscheinen, wenn auch nicht mit solcher Regelmässigkeit.

Die reifen fixen Zellen des Bindegewebes sind sehr protoplasmaarm; nur in der Nähe des Kerns gewahrt man in etwas mehr ausgeprägter Weise jene feine Körnung, welche für das frische Protoplasma, ich möchte sagen, charakteristisch ist; weiterhin verliert sich diese Körnung mehr und mehr, und die Platten erscheinen stellenweise ganz homogen. Der Theil des Protoplasma's, welcher um den Kern gelegen ist, färbt sich gewöhnlich auch etwas dunkler.

Was die Form der Kerne anlangt, so finde ich dieselben im unversehrten Zustande stets ellipsoidisch, bald mehr oder weniger langgestreckt, mit scharfem Contour, den ich nicht immer als doppelten erkennen konnte. Die Kernkörperchen sind klein, aber scharf ausgeprägt. Ich habe bis jetzt in keiner fixen Bindegewebszelle, sobald sie in keiner Weise verstümmelt war, die Kerne und Kernkörperchen vermisst. Im frischen Zustande der Zellen wird man zuerst durch die glänzenden, scharf gezeichneten Kernkörperchen auf die Kerne geführt, deren Contour gewöhnlich durch das umgebende Protoplasma etwas verdeckt wird. Das beste Mittel, um die Kerne und Kernkörperchen gut sichtbar zu machen und dauernd zu fixiren, ist die vorhin angeführte Färbung mit Pikrocarmin unter dem Deckglase. Die Grösse der Kerne unterliegt bei den verschiedenen Bindegewebsformen keinen bedeutenden Schwankungen.

II. Die fixen Hornhautzellen.

Die fixen Hornhautzellen — Hornhautkörperchen der Autoren — haben bei ihrer grossen Wichtigkeit immer eine Art Ausnahmestellung unter den Bindegewebszellen eingenommen. Trotz der vielen Untersuchungen, deren Object sie seit Jahrzehnten waren, ist keineswegs eine Einigung über ihre wahre Gestalt erzielt. Vergleicht man die zahlreichen Abbildungen, welche von den Hornhautzellen existiren, so kommen die grössten Differenzen zum Vorschein, welche namentlich in den beiden Fragen gipfeln: Sind die Hornhautzellen platte protoplasmarme Körper, wie sie Schweigger-Seidel[1]) schildert, oder entsprechen sie dem von Stricker und neuerdings von Rollett[2]) aufgestellten Bilde, demzufolge sie mit einem immerhin ansehnlichen Protoplasmaleibe begabte Kör-

---

1) Berichte der königl. Gesellschaft der Wissensch. Leipzig 1870.
2) Stricker's Handbuch der Gewebelehre Artikel: »Cornea«.

per repräsentirten, welche die sogenannten Saftlücken und das ganze Saftkanalsystem der Hornhaut durchweg ausfüllten? Ferner: Welches ist die wahre Gestalt der Kerne der Hornhautzellen?

Die erste dieser Fragen habe ich in einer kürzlich erschienenen Publication[1]) dahin zu beantworten gesucht, dass die Hornhautzellen weder dem einen noch dem anderen Extrem entsprechen, sondern platte Körper vorstellen, welche um den Kern noch eine deutlich nachweisbare Menge von feinkörnigem Protoplasma besitzen, gegen die Peripherie aber in eine mehr homogene Platte auslaufen, an der deutliche Fortsätze auftreten, die mit denen benachbarter Zellen zum Theil verschmelzen, zum Theil frei enden, so dass bei Weitem nicht alle Saftkanälchen mit Fortsätzen der Hornhautzellen ausgefüllt sind.

Gegenwärtig kann ich diese Darstellung durch eine, wie mir scheint, nicht unwesentliche Angabe ergänzen, dass nämlich die Hornhautzellen im Grossen und Ganzen von dem vorhin geschilderten Baue der Sehnen- und Bindegewebszellen nicht abweichen. Dieselben sind ebenfalls mit zarten Nebenplatten besetzt; die Kerne liegen im Centrum, nahe der Vereinigungsstelle der Platten; letztere selbst — meist 2—3 Nebenplatten an einer Hauptplatte — werden an den Rändern ganz dünn und schleierartig, und sind dort mit Fortsätzen, wie mit franzenförmigen Anhängen, versehen. (Vgl. Figg. 3 und 4 Taf. IX.)

Die Kerne der Hornhautzellen bieten für ihre richtige Auffassung nicht wenig Schwierigkeiten. Es ist bekannt, dass dieselben, namentlich an Goldchloridpräparaten, aber auch nach Carmin- oder Hämatoxylintinctionen, in äusserst wechselnden Formen auftreten. Bald erhält man rundliche Kerne, bald ganz langgezogene, wie lange schmale Stäbchen erscheinende, die oft noch an einem oder an beiden Enden keulenförmig verdickt sind, bald sind die fraglichen Kerne halbmondförmig gekrümmt, in anderen Fällen mit zwei und mehreren Ausbuchtungen versehen, so dass sie eine Kreuzform annehmen; kurz, es ist unmöglich eine allgemein gültige Beschreibung der Kerne der Hornhautzellen zu geben.

---

1) S. Handbuch der Augenheilkunde, herausgegeben von Alfred Graefe und Th. Saemisch. Bd. I Abth. I. Artikel: Conjunctiva, Sklera, Cornea.

Aehnliche Formen, wie wir sie bei den Hornhautkernen finden, beschreibt Ranvier sehr treu von den Kernen der Schenkelfascie bei Fröschen[1]). Er erklärt diesen Formenwechsel durch die Lagerung der Kerne zwischen den einander rechtwinklig kreuzenden Bindegewebsbündeln dieser Fascie. Die Kerne sollten sich den von den verschiedenen Seiten vorbeistreichenden Bündeln adaptiren und, eng zwischen denselben eingeklemmt, gewissermassen Einbuchtungen von Seiten der Bündel erfahren, so dass die Kerne im Kleinen die Form der zusammengesetzten Zellenplatte wiederholten. Das mag für manche Formen zutreffend sein, erklärt aber nicht alle in genügender Weise. Ich habe die Schenkelfascie der Frösche, sowie eine Anzahl anderer fibröser Membranen ebenfalls untersucht. Die Schenkelfascie bietet in der That eine auffallende Aehnlichkeit in der Disposition ihrer Fibrillenbündel mit der Hornhaut. Bei der einen wie bei der anderen Membran sind nahezu gleich starke Fibrillenbündel in rechtwinklig einander kreuzenden Lagen angeordnet; ein Unterschied besteht nur darin, dass die Hornhaut aus viel mehr übereinanderliegenden Schichten solcher sich kreuzender Bündel zusammengesetzt ist. Man könnte also, falls man die Form der Kerne von der Anordnung der Fibrillenbündel abhängig sein lässt, die von Ranvier für die Schenkelfascie gegebene Erklärung der auffallenden Kernformen auch auf die Kerne der Hornhautzellen übertragen. Doch reicht diese Annahme allein nicht aus.

Bei den Hornhautzellen habe ich mich überzeugt, dass eine ganze Reihe von Momenten in Betracht kommen, welche die verschiedene Gestaltung der Kerne bedingen. Dahin gehören: Zerrungen und Dehnungen der Zellen, Einfluss der verwendeten Reagentien, die Stellung, in welcher man die Kerne zur Ansicht bekommt, der Einfluss, welchen die an den Zellen sitzenden Nebenplatten haben, die (bei Tinctionspräparaten) oft sehr dunkle Färbung des protoplasmatischen Antheils der Zellen, welche die Kerne ganz oder zum Theil verdeckt oder grösser erscheinen lässt, als sie wirklich sind, und endlich wirkliche Einbuchtungen oder winklige Stellungen der Kerne im Sinne Ranviers, bedingt durch die hart vorbeistreichenden Fibrillenbündel.

Bevor wir diese Dinge im Einzelnen kurz besprechen, mag voraufgeschickt werden, dass die Kerne der meisten Horn-

---

1) Archives de physiologie etc. II. Sér. T. 1. l. c.

hautzellen einfache ovale Formen haben, wie die Kerne der gewöhnlichen Bindegewebszellen und der Sehnenzellen. Weitaus die meisten haben ferner kleine, scharf conturirte, glänzende, kuglige Kernkörperchen. In dieser Beziehung unterscheiden sich also die Hornhautzellen nicht von den übrigen platten Bindegewebszellen.

Am frischen Präparate erscheinen die Kerne ganz hell inmitten des äusserst feinkörnigen Zellenprotoplasma; die Kernkörperchen zeigen hier einen leicht gelblichen Glanz; sie fallen gewöhnlich dem Beobachter zuerst ins Auge.

Die Kerne der Hornhautzellen sind auch nicht grösser als die der Sehnenzellen oder der Zellen des lockeren Bindegewebes; dagegen erscheinen sie stets auffallend gross, und namentlich mit den wechselnden eingebuchteten Formen, in Goldchloridpräparaten. Vergleichende Messungen der Kerne frischer, ohne Reagens betrachteter Hornhautzellen und der Kerne von Goldchloridpräparaten (einfaches Goldchlorid, Goldchloridnatrium und Goldchloridkalium) erweisen dies. Man muss daher annehmen, dass das Goldchlorid eine leichte Quellung der Kerne verursacht, wobei denn auch die Form derselben unter Umständen alterirt werden kann.

Zerrungen und Dehnungen der Hornhäute lassen die Zellen sowie die Kerne nach einer Richtung hin oft ausserordentlich verlängert erscheinen. Man kann solche Bilder verstümmelter Kerne sehr leicht künstlich darstellen; auch treten dann häufig gekrümmte und eingebuchtete Kernformen auf. Mit besonderer Vorsicht sind auf Grund dieser Wahrnehmungen jene Bilder zu deuten, welche man von den Hornhautzellen nach Application von Entzündungsreizen erhält. Ein guter Theil der in der Nähe der Applicationsstelle verändert erscheinenden Hornhautzellen hat seine Form einfach den mechanischen Eingriffen zu verdanken.

Was die Stellung betrifft, in welcher man die Kerne zur Ansicht bekommt, so ist darüber nur kurz zu bemerken, dass die Flächenansicht der Zellen, die uns die regelmässigen ovalen Kernformen zeigt, nicht immer bei der Betrachtung der Hornhaut von einer ihrer beiden Flächen her gewonnen wird; manche Kerne sind auch so gestellt, dass sie dem Beschauer unter dieser Anordnung der Cornea ihre Kanten zuwenden und dann als schmale, mitunter leicht gekrümmte Stäbchen erscheinen.

Vergrössert können die Kerne erscheinen durch Quellung, wie wir es vorhin von Goldchloridpräparaten bemerkten, ferner durch die an den Hornhautzellen sitzenden Nebenplatten, so wie durch tiefe Färbung des protoplasmatischen Antheiles der Hornhautzellen. Durch alle drei Momente kann auch die gewöhnliche ovale Kernform im mikroskopischen Bilde bedeutend verändert werden. Wenn eine Nebenplatte so von der Hauptzellplatte, in der der Kern liegt, abgeht, dass sie den Kern kreuzt, und man gerade auf die scharfe Kante der Nebenplatte sieht, so verdeckt diese natürlich den Kerncontour, und es kann letzterer, da man bei dieser Ansicht die Anheftungslinie der Nebenplatte an die Hauptplatte nicht immer genau zu sehen vermag, dadurch in verzerrter Form erscheinen, dass ein Theil der Basis der Nebenplatte noch mit als zum Kern gehörig angesehen wird. Bei verzerrt erscheinenden Kernen muss man immer diese Verhältnisse im Auge haben. — Um den Kern der Hornhautzellen herum befindet sich gewöhnlich eine grössere Menge von Protoplasma, während die mehr peripherischen Theile der Zellen als dünne schleierartige Platten erscheinen. Diese dünnen, kaum mehr protoplasmahaltigen Platten färben sich in Carmin oder in Haematoxylin nur äusserst schwach, der den Kern umgebende Protoplasmahof mitunter aber so tief, dass er den Kern verdeckt. So kann man leicht jenen Protoplasmahof für den Kern nehmen, Eindrücke und Reliefs desselben auf den Kern beziehen, während der letztere darin verborgen steckt und seine einfache ovale Form hat. Auch dieses Verhältniss muss bei der Beurtheilung von Hornhautpräparaten berücksichtigt werden.

Eine Anzahl Kerne freilich zeigen in der That Einbuchtungen, und meist deshalb, weil sie zum Theil in der Hauptplatte, zum Theil in einer oder in zwei Nebenplatten liegen; der Kern ahmt also gewissermassen die Form der Zellen, welche wieder durch die eigenthümliche Anordnung der Fibrillenbündel bedingt ist, nach.

Nach dem im Vorhergehenden gemachten Mittheilungen dürfte sich als allgemeines Resultat ergeben, dass die Grundform der sogenannten fixen Bindegewebszellen bei allen Abtheilungen der mit Fibrillen versehenen Bindesubstanz weder die einer Spindel noch die einer rechteckigen planen oder umgerollten Platte, sondern die eines zusammengesetzten Plattensystems ist. Gewöhnlich tritt eine der Platten als die dominirende hervor — wir nennen sie die »Hauptplatte« —; an diese sind stets eine oder mehrere »Nebenplat-

ten«, wie seitlich unter verschiedenem Winkel abgehende Flügel, angesetzt. Die Peripherie der Haupt- so wie der Nebenplatten läuft stets in eine Anzahl feiner fadenförmiger Fortsätze aus.

Wenn wir soeben zwischen Haupt- und Nebenplatte unterschieden haben, so ist damit nicht gesagt, dass unter allen Umständen eine der Platten durch ihre Grösse sich als ein dominirendes Gebilde hervorthun müsse. Mitunter sind auch die ein Zellenindividuum zusammensetzenden Platten alle von ziemlich gleicher Grösse, so dass es rein willkürlich bleibt, welche von diesen wir als Hauptplatte, welche wir als Nebenplatten bezeichnen wollen.

Wodurch die eben geschilderte Zellenform bedingt werde, ist endgültig nicht leicht zu entscheiden. Wie es Ranvier (l. c.) für die Sehne und die Schenkelfascie vom Frosch wahrscheinlich zu machen gesucht hat, liegt es nahe, einen Einfluss der sich bildenden Fibrillenbündel auf die Form der Zellen anzunehmen. Es ist klar, dass ein Zellkörper von Anfangs rundlicher Form, der zwischen mehreren aneinanderstossenden Fibrillenbündeln steckt, sich in einen Körper mit hohlkehlenartigen Ausschnitten verwandeln muss, wenn die Fibrillenbündel stetig wachsen und den weichen Zellenkörper zwischen sich einklemmen. Jedes Fribillenbündel passt dann in einen der hohlkehlenartigen Ausschnitte hinein. Damit bleibt die Annahme eines Saftkanalsystems (Saftlücken mit Saftkanälchen) nach v. Recklinghausen vollständig vereinbar, wenn wir auch für einen Theil der Ausläufer der Saftlücken den Namen »Saftspalten« statt »Saftkanälchen« adoptiren müssen.

III. Grosse protoplasmareiche Bindegewebszellen.

In seiner bekannten Arbeit »Ueber Eiter- und Bindegewebskörperchen« Virchow's Archiv 28. Bd. 1863 p. 157 ff. spricht v. Recklinghausen p. 176 von den Bindegewebszellen im Omentum und der Pleura junger Kaninchen. In diesen Häuten finde man, ausser den Wanderzellen, grosse rundliche Zellen und andere sehr grosse Zellkörper von spindelförmiger Gestalt, oder auch etwas ramificirt. In der Abbildung werden diese Zellen viel mehr dunkel und grobkörnig gezeichnet als die übrigen.

Später hat Kühne[1]), ohne der Angabe v. Recklinghausen's

---

1) Untersuchungen über das Protoplasma. Leipzig, 1864.

zu gedenken, aus dem intermusculären Bindegewebe des Frosches eine Zellform beschrieben, die nach der Schilderung und nach den Abbildungen, welche Kühne davon entwirft, wohl mit den grossen dunkelkörnigen Zellen v. Recklinghausen's zusammengestellt werden muss. Er sagt p. 112 l. c.: »Die dritte Form der hierher gehörigen Körperchen des Bindegewebes zeichnet sich aus durch die grobkörnige Beschaffenheit, ihr trübes Aussehen im durchfallenden und ihr glänzend weisses Aussehen im auffallenden Licht. Diese Massen finden sich vorzugsweise in einer Richtung untereinander zu Strängen vereinigt und sind nur sehr selten zu Gruppen nach verschiedener Richtung angeordnet. An vielen sieht man einen deutlichen bläschenartigen Kern mit glänzenden Kernkörperchen, bei andern dagegen zeigt sich an Stelle des Kerns nur ein heller Hof, dessen Erscheinung wahrscheinlich bedingt wird durch einen im Innern der trüben körnigen Masse versteckt liegenden durchsichtigen Kern. Körperchen von dieser Beschaffenheit kommen auch einzeln vor. In der Regel hängen sie aber zu längeren wurstförmigen Strängen verschmolzen miteinander zusammen.«

Einige Jahre später schildert Cohnheim[1]), ebenfalls ohne auf Recklinghausen's Angaben zu recurriren, die Bindegewebszellen im Zungengewebe des Frosches. Er erinnert vorweg daran, dass es vergebene Mühe sein würde, alle die sonderbaren und an Grösse wie an Gestalt ungemein variirenden Formen der Bindegewebszellen dieser Localität zu beschreiben. Doch könne man, l. c. p. 344, mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der Zellsubstanz ohne Schwierigkeit zweierlei Arten unterscheiden — eine, und dazu gehöre die grosse Mehrzahl der Körperchen, mit sehr blassem und mattem, äusserst feinkörnigen Protoplasma und eine zweite, numerisch viel schwächer vertretene, mit grobgranulirtem Protoplasma und deshalb viel stärker glänzend; letztere seien zuweilen zu kleinen Gruppen vereinigt. Kerne könnten bei der Mehrzahl der Körperchen bei frischer Untersuchung ohne Zusatz von Reagentien nicht nachgewiesen werden. Dagegen nehme man in einigen von den blassen feingranulirten und in allen grobgranulirten von Anfang an helle, meist ovale, zuweilen auch mehr stäbchenförmige Flecke wahr, die ganz den Habitus von Kernen haben;

---

1) Ueber das Verhalten der fixen Bindegewebszellen bei der Entzündung. Virchow's Arch. 45. Band p. 333.

indess einen deutlichen Contour konnte Cohnheim an ihnen nicht nachweisen, vielmehr machten diese Stellen eigentlich den Eindruck von Lücken im Zellkörper. Einige Male befand sich mitten in diesem hellen Flecke ein solider elliptischer Körper von der Grösse eines gewöhnlichen Nucleus, dessen Contour aber sehr evident von dem des hellen Flecks unterschieden werden konnte. Essigsäure liess in einer Anzahl Körperchen unzweifelhafte Kerne zum Vorschein kommen, bei vielen andern aber nicht. Einzelne Zellen bekamen nur etwas harte Contouren, in andern entstanden körnige Niederschläge, die gewöhnlich an irgend einer Stelle sich etwas dichter zusammenballten, als überall sonst, und dadurch wohl den Anschein eines Kerns erzeugen konnten.

Auch Boll[1]) spricht von rundlichen protoplasmareichen Bindegewebszellen an verschiedenen Orten im Bindegewebe; die Grösse dieser Zellen sei mitunter eine sehr beträchtliche. Er vergleicht bereits diese Zellen mit den interstitiellen Zellen des Hodens, legt jedoch, da seine Arbeit wesentlich die platten Bindegewebszellen verfolgt, kein besonderes Gewicht auf diese Formen.

Hierher gehören auch wohl die freilich als »zarte« beschriebenen meist rundlichen Zellen Köllikers, s. Handb. d. Gewebel. p. 75. 5. Aufl., welche namentlich in der Haut des Scrotums in der Nähe von Gefässen und Nerven vorkommen sollen.

Wir finden ferner bei Rollett[2]) grobkörnige grosse Zellen von mehreren Arten des Bindegewebes beschrieben, jedoch ohne weitere Berücksichtigung der Aehnlichkeit dieser Zellen mit besonderen Zellenformen anderer Localitäten. v. Biesiadecki[3]) notirt kurz grössere rundliche protoplasmareiche Zellen aus dem Unterhautzellgewebe, ebenso Klein[4]) aus den serösen Häuten.

Auf die Angaben von Sigmund Mayer[5]) komme ich nachher zurück.

---

1) Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Gewebe I. Abth. Dieses Archiv Bd. VII. 1871. p. 322.

2) Artikel: »Bindesubstanzen« Stricker's Handbuch der Gewebelehre 1868.

3) Stricker's Handbuch der Gewebelehre Artikel: Haut, Haare, Nägel, p. 583.

4) Ibidem. Artikel: seröse Häute p. 621.

5) Beobachtungen und Reflexionen über den Bau und die Verrichtun-

Aus der kurzen obigen Zusammenstellung, der vielleicht noch manche unbeachtet gebliebene Einzelbemerkung verschiedener Autoren anzureihen wäre, geht hervor, dass im Bindegewebe eine, wenn nicht der Zahl, so doch der Verbreitung nach ebenso wichtige Gruppe von Zellen vorkommt, wie die vorbin beschriebenen platten Zellen, ich meine grosse, mehr rundliche protoplasmareiche Zellen. Vielleicht darf man diesen Zellen vorläufig den Namen: »Embryonalzellen des Bindegewebes« oder kurzweg „Plasmazellen« geben, da sie, wie auch bereits von verschiedenen Seiten hervorgehoben ist, in der That mehr den embryonalen Zellen der Bindesubstanz gleichen und sich durch ihren Reichthum an körnigem Protoplasma vor den »Plattenzellen« des Bindegewebes auszeichnen. Die bisherigen Beobachtungen stehen aber vereinzelt da, und so hat die Anerkennung dieser Plasmazellen als einer besondern Formengruppe sich bis jetzt keine rechte Geltung verschaffen können.

Schon vor einigen Jahren, bei Gelegenheit von Untersuchungen über die Entwicklung der Carcinome [1]), wurde ich auf jene grossen grob granulirten Bindegewebszellen aufmerksam. Ich beachtete sie namentlich in Rücksicht auf diejenigen Zellen, welche im Hoden als Adventitialbeleg der Blutgefässe vorkommen, die Zwischensubstanzzellen des Hodens, und auf die Zellen, welche die sogenannten Schläuche der Steiss- und Carotidendrüsen bilden. Bald darauf fand ich grosse rundliche protoplasmareiche Zellen in der Haut der Augenlider und habe sie seither mit v. Biesiadecki im Unterhautzellgewebe überall, wenn auch weniger reichlich als in der Lidhaut, getroffen. Dr. Alexander, welcher in meinem Laboratorium arbeitete, sah sie in reichlicher Menge längs der Blutgefässe in der Dura mater von kleinen Säugethieren, namentlich von Ratten (vgl. Fig. 1 Taf. IX). Ich habe ferner seröse Häute und andere fibröse Häute darauf untersucht und bin überall auf diese Zellenformen gestossen. Die Abbildung (Fig 2) giebt z. B. eine solche grobgranulirte runde Zelle aus dem Omentum einer Maus wieder. An der Dura und Pia mater (Fig. 1) sowie im Gehirn zeigt sich zugleich auch eine Eigenthümlichkeit, welche ziemlich häufig

---

gen des sympathischen Nervensystems. Wiener akad. Sitzungsber. 1872. Abth. III Bd. II p. 117.

1) Die Entwicklung der Carcinome. Virchow's Arch. 55. Bd.

in die Erscheinung tritt, dass nämlich diese Zellen in der Nähe der Blutgefässe zu liegen pflegen; so viel ich sehe, sind die Arterien bevorzugt; sie kommen aber auch bei den Venen und Capillaren vor.

Ist es schon an und für sich beachtenswerth, dass neben den platten Bindegewebszellen diese runden Formen, die man wohl von den gewöhnlichen Wanderzellen unterscheiden muss — sie sind viel grösser als diese letzteren und zeigen auch für gewöhnlich keine amöboiden Bewegungen — als allgemeines Vorkommniss registrirt werden müssen, so können wir denselben ein noch erhöhtes Interesse durch den Vergleich mit anderen Zellenformen abgewinnen, die bisher auch als Einzelgruppen isolirt dastanden, und somit der weiteren Forschung kaum Angriffspunkte darboten.

Auf Grund mehrfacher Untersuchungen glaube ich noch folgende Zellen in die Kategorie der grossen runden protoplasmareichen Bindesubstanzzellen — der Plasmazellen — setzen zu dürfen:

1) Die Zellen der sogenannten Zwischensubstanz des Hoden.
2) Die Zellen der Steissdrüse.
3) Die Zellen der Carotidendrüse.
4) Grosse runde Zellen, welche nicht selten als adventitieller Beleg an den Hirngefässen gefunden werden.
5) Die Zellen der Nebenniere.
6) Die Zellen des Corpus luteum.
7) Die sogenannten Decidua- oder Serotinazellen der Placenta.

Charakteristisch für alle diese Zellenformen ist, dass sie sich aus den bindegewebigen Zellen entwickeln und in einem eigenthümlichen Zusammenhange mit den Blutgefässen stehen; sie sind nämlich stets dicht um die Blutgefässe angeordnet, die sie wie mit Scheiden bekleiden. Sehr evident zeigen das die Zellen der vorhin unter Nr. 1—4 aufgeführten Gebilde; ich kann es mir ersparen, von denselben hier eine ausführliche Schilderung zu geben, da sie bereits vielfach beschrieben worden sind. Die des Hodens, an denen diese Verhältnisse am klarsten vorliegen, z. B. neuerdings von Hofmeister, Wiener akad. Sitzungsberichte 1872, ferner von v. Mihalkovics[1]). Ueber die Zellen der Steissdrüse und Carotidendrüse giebt die bezügliche Abhandlung Eberth's in Stricker's

1) Untersuchungen über den Bau des Hodens. Leipzig 1873. (Sitzungsberichte der Königl. Akad. der Wissenschaften.)

Handbuch der Gewebelehre, deren Resultaten ich durchweg zustimmen kann, gute Auskunft. Ich habe bereits in meiner vorhin erwähnten Arbeit über die Entwicklung der Carcinome diese Zellen in eine Kategorie zusammengestellt, und hat v. Mihalkovics sich dem angeschlossen. Die Formen dieser Zellen weichen auch durchaus nicht ab von den vorhin beschriebenen, im Bindegewebe überall verstreuten runden Zellen.

Aehnlich verhält es sich auch mit den Zellen der Nebenniere. Wie v. Brunn gezeigt hat[1]), sind die Nebennierenzellen ihrer Entwicklung nach bindegewebiger Natur und stehen in inniger Verbindung mit den Blutgefässen, namentlich mit den Venen, die von ihnen, gleichwie von einer zelligen Adventitia, umgürtet werden. Die Markzellen der Nebennieren und die meisten Rindenzellen zeigen auch grosse Formähnlichkeiten mit den vorhin beschriebenen Plasmazellen. Noch mehr tritt das bei den Nebennieren niederer Wirbelthiere hervor, welche bekanntlich nach Leydig's Untersuchungen[2]) keine compakte Massen bilden, sondern zerstreute Zellenhaufen, welche den Blutgefässen und den Strängen und Ganglien des sympathischen Nervensystems aufsitzen, so dass wir hier Uebergangsformen zwischen einem compakten Organ und den zerstreuten Zellen hätten. Freilich zeichnen sich die Markzellen der Nebenniere durch die von Henle entdeckte Eigenschaft, sich in chromsauren Salzen gelbbraun zu färben, aus, was den andern hier aufgeführten Zellen abgeht; diese Eigenschaft berechtigt aber noch nicht zu einer durchgreifenden Trennung.

Sigmund Mayer hat (l. c.) die dem Sympathicus der Frösche ansitzenden Zellen als nervöse gedeutet, stellt sie aber doch mit der Nebenniere, für deren bekannte Auffassung als nervöses Organ er wieder plaidirt, zusammen. Ich neige mich mehr dazu, alle diese Zellen in eine innige Beziehung zum Gefässapparate zu bringen, und bin dabei durch die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse gestützt. Dass Beziehungen zum Nervensystem bestehen, will ich nicht leugnen, doch möchte ich vor der Hand

---

2) Ueber den Bau und die Entwicklung der Nebennieren. Dieses Arch. Bd. VIII.

1) S. Lehrbuch der Histologie und Anatomisch-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

diese Zellen des Frosch-Sympathicus und der Nebennieren nicht mit gangliösen Apparaten zusammenstellen.

Neuere Untersuchungen über die Entwicklung des Corpus luteum und das Verhalten seiner eigenthümlichen Zellen haben mir ergeben, dass diese Zellen am Besten hierher zu rechnen sind. Dasselbe gilt von den bekannten grossen Decidual- oder Serotina-Zellen der Placenta. Letztere entwickeln sich stets um die mütterlichen Blutgefässe, namentlich um die Arterien herum, und zeigen ganz die Formen der grossen protoplasmatischen Bindegewebszellen. Sie zeichnen sich, neben ihrer bedeutenden Grösse, dadurch aus, dass sie häufig mehrkernig sind, so wie durch einige andere Eigenthümlichkeiten, welche ich demnächst an einem anderen Orte genauer zu erörtern gedenke. Die Zellen des Corpus luteum entwickeln sich auch als Adventitialzellen der Blutgefässe, welche von ihnen später eingescheidet werden, und haben auch in der Form die meiste Aehnlichkeit mit den runden protoplasmareichen Bindegewebszellen.

Noch auf eine Beziehung muss hier aufmerksam gemacht werden, welche diese Zellen zum Fettgewebe und zur Fettbildung haben.

Ohne mich auf die Frage, ob die gewöhnlichen Fettzellen ausschliesslich aus den platten Bindegewebszellen (Flemming) oder aus besonderen protoplasmareicheren runden Zellen hervorgehen (Toldt), hier einlassen zu wollen — ich glaube, dass Beides der Fall ist — muss ich doch hervorheben, dass die grossen runden Zellen der Bindesubstanzen, die Plasmazellen, es sind, welche besonders gern Fett aufnehmen. Und zwar geschieht das in zweierlei Weise. Einmal nehmen sie Fett in grossen Tropfen auf und wandeln sich dabei in echte Fettzellen um. Es ist ja bekannt, dass die in der Fettzellenbildung befindlichen Zellen protoplasmareicher sind als die übrigen Bindegewebszellen, und es ähneln auch die Zellen des Fettkörpers der Frösche, wenn sie ihr Fett verloren haben, nicht den Plattenzellen, sondern den Plasmazellen des Bindegewebes. Ich glaube also bestimmt annehmen zu dürfen, dass aus den in Rede stehenden runden Zellen echte Fettzellen werden können. Weiterhin aber nehmen diese Zellen auch sehr gern das Fett in zahlreichen kleineren Tropfen auf und erscheinen dann als grobgranulirte fettige Klumpen, ähnlich wie bei einer fettigen Degeneration, nur dass die Fettpartikel bei der letzteren meist sehr viel feinkörniger sind. So bildet sich im Augenlide und in der Haut durch

derartige Verfettung der genannten Plasmazellen das jüngst so viel discutirte Xanthelasma. So ist es bekannt, wie die Zellen der Steiss- und Carotidendrüse, der Nebenniere, des Corpus luteum und der Placenta fast regelmässig in späteren Perioden ihrer Existenz diese Form der Verfettung zeigen. Darin liegt eine weitere Aehnlichkeit zwischen diesen bisher isolirt dastehenden Zellencomplexen.

Sind die Schlüsse, welche ich aus meinen Untersuchungen gezogen habe, richtig, so würden wir nicht Anstand zu nehmen haben, eine besondere Art von Bindesubstanzzellen, die vorläufig in naher Beziehung zum Blutgefässsysteme zu stehen scheint, aufzustellen und sie den übrigen Gruppen, vielleicht unter der Bezeichnung: »perivasculäres Zellengewebe« anzureihen. Dasselbe würde gewisse Aehnlichkeiten mit dem »cytogenen Gewebe« darbieten; hier wie dort würden wir verstreute und isolirte Zellen neben Zellencomplexen, die besondere Organe bilden, haben: Wanderzellen, farblose Blutkörper und Lymphdrüsen mit der Milz einerseits; zerstreute Plasmazellen und Nebenniere, Steissdrüse, Zwischengewebe des Hodens u. s. f. andererseits. Vielleicht giebt es im thierischen Körper noch mehrere dergleichen perivasculärer Organe bez. Gewebe; ob diese Vermuthung berechtigt ist, und welche physiologische Bedeutung diesen Zellen und Organen zukommt, müssen weitere Untersuchungen, deren Resultat der Natur der Sache nach kein rasch entscheidendes sein kann, uns lehren[1]).

Strassburg, Elsass, 7. August 1874.

---

1) Inzwischen hat bereits v. Brunn in einer gleichzeitig mit den vorstehenden Untersuchungen angestellten Arbeit gezeigt, dass ein der interstitiellen Substanz des Hodens gleiches Gewebe auch in der Milchdrüse und in der Submaxillardrüse vorkommt. Ob in der ausführlichen neueren Arbeit von Asp über die Speicheldrüsen Aehnliches mitgetheilt ist, kann ich nicht aussagen, da mir die Originalabhandlung bis jetzt nicht zugängig war. Die Referate erwähnen Nichts dergleichen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Fig. 1. Dura mater der Ratte: 1. Arterie. 2, 3, 4, Grosse protoplasmareiche Zellen.

Fig. 2. Protoplasmareiche runde Zelle aus dem Omentum der Maus. (Hartnack VIII. Oc. 3.)

Fig. 3. Hornhautzellen vom Kalbe. Verschiedene Stellung des Kerns; in einer Zelle ist derselbe nicht sichtbar. Bei a und b Kanten von Nebenplatten an zwei Zellen sich kreuzend. (Die grösste Zelle mit Hartnack X. Oc. 3, die übrigen mit VIII. Oc. 3 gezeichnet.)

Fig. 4. Hornhautzellen vom Kalbe. Pikrocarminpräparat. Bei a und b tritt die platte Gestalt der Fortsätze hervor. Kerne deutlich sichtbar.

Die Gehörorgane der Heuschrecken.

Von

Oscar Schmidt,

Prof. in Strassburg.

Hierzu die Tafeln X, XI und XII.

In meiner, für einen weiteren Kreis von Lesern bestimmten »Descendenzlehre und Darwinismus« (II. Aufl. 1874 S. 138 ff.) habe ich nachdrücklicher, als sonst wohl geschehen, auf die interessante aber sehr schwierige Erscheinung der »Convergenz« hingewiesen. Wir verstehen darunter, kurz gesagt, das Hervortreten von morphologischen Aehnlichkeiten und Uebereinstimmungen in Reihen verschiedenen Ursprungs, also die Bildung von Schein-Homologien, wie ich deren u. a. in meiner letzten Spongienarbeit auseinandergesetzt. Von der reinen Convergenz sind alle diejenigen Fälle der Mimicry ausgeschlossen, in welchen man berechtigt ist oder hoffen darf, die Erklärung in der natürlichen Zuchtwahl zu finden, wo also der Vortheil der einen Partei in der allmäligen Anschmiegung an die andere liegt. Vielmehr sind die convergenten Reihen vollkommen unabhängig von einander, wie z. B. die sich bis zum Verwechseln ähnlich werdenden Formenreihen der Renieren und Chalineen. Wir trennen die Convergenzen von den Analogien, indem für letztere wesentlich das physiologische Moment bestimmend ist und man von analogen Formen und Organen spricht, ohne dass man nothwendig an morphologische Aehnlichkeit zu denken hat. Gleichwohl sind convergente Thier- und Pflanzenformen oder Organe das Resultat von Anpassungen, wobei durch ausserhalb des Organismus liegende Verhältnisse ursprünglich verschiedenes oder auch indifferentes Material einander morphologisch entgegengeführt wird.

Die Frage, in wie weit die histiologischen Elemente ihre Uebereinstimmung in den verschiedenen Classen der gleichen Abstammung oder den plastischen Einflüssen äusserer Agentien auf die indifferente protoplasmatische Grundlage verdanken, ist kaum gestellt, etwa Boll's ausgezeichnete Arbeit über die Histiologie des Molluskentypus ausgenommen (dieses Arch. 1869). Vielmehr hat man die ausgedehnteste Homologie der histiologischen Elemente als etwas selbstverständliches angenommen, wie vor allem aus den zahlreichen und zum Theil so bewundernswerthen Arbeiten über die feinere Anatomie der Sinneswerkzeuge hervorgeht.

Ich komme damit zum Motiv zu den Untersuchungen, die ich in den folgenden Blättern niederlege. Es hat Niemand behauptet, dass die Acridier und die Locustinen wirklich homologe Gehörwerkzeuge besässen; gleichwohl hat keiner der Untersucher es unterlassen, diese Organe bis in die histiologischen Specialitäten hinein zu vergleichen, und zwar aus dem Gesichtspunkte, dass der physiologische Effect auf denselben morphologischen und mechanischen Voraussetzungen beruhe hier wie dort. Für mich galt es fast eine Umdrehung des Gedankenganges. Da unbedingt von einer wahren Homologie des Gehörorgans der Acridier mit dem der Locustinen nicht die Rede ist, etwaige Uebereinstimmungen vielmehr nur Convergenzen sein können, so war zu untersuchen, wie weit in den beiden verschiedenen Fällen aus gleichem Material unter dem Einfluss der acustischen Bedürfnisse und Gesetze und der geschlechtlichen Zuchtwahl Aehnliches hervorgebracht worden ist.

Diesen factischen Bestand herzustellen war aber deshalb nicht überflüssig, weil die vorhandenen Beschreibungen nicht vollständig befriedigend sind. Leydig's Darstellung des Gehörorgans von Oedipoda coerulans aus dem Jahre 1855 (Arch. f. Anat.) ist nicht ergänzt worden. Ueber die Locustinen liegt Hensen's Arbeit vor (Zeitschrift für wiss. Zoologie 1866). Auch diesen anerkannten Meister auf dem Gebiete der Sinneswerkzeuge der wirbellosen Thiere ergänzen und verbessern zu wollen, dürfte misslich erscheinen, wenn es nicht ein Object beträfe, dessen Untersuchung, wie Hensen sagt, »unausstehlich« ist, und auch die äusserste Geduld erschöpft.

Ueber die Methode ist der Angabe Hensen's kaum etwas hinzuzufügen. Auch ich habe die besten Bilder von frischen und von in sauerm chromsauerm Kali kurze Zeit, 15 bis 24 Stunden,

gehärteten Objecten erhalten. Tinctionen in Picrocarmin, Hyperosmiumsäure leisteten keine erheblichen Dienste.

Acridier.

Untersucht wurden vorzugsweise Parapleurus typus, Stenobothrus rufus und Oedipoda coerulans. Am bequemsten sind die Gehörorgane der ersten dieser Arten zu behandeln, weil der Trommelring oder der Rahmen, zwischen welchem das Trommelfell ausgespannt ist, fast gar keine, der Ohrmuschel zu vergleichende Duplicatur bildet. Diese äussere, das Trommelfell von oben deckende Tasche ist zwar bei Oedipoda kleiner als bei Stenobothrus, bei jenem aber sind alle Chitintheile derber oder mehr pigmentirt, so dass, wenn man bei Stenobothrus die Tasche rings ablöst, das Ohr im Ganzen leichter und verständlicher zu übersehen ist.

Der Trommelring, richtiger Trommelbogen (Fig. 1. 2. R) ist nie vollständig geschlossen; seine beiden Schenkel sind vielmehr nach unten und hinten durch die gewöhnliche, wenn auch verdickte und durch eigenthümliche, zum Theil hohle Zapfen verstärkte Chitinbedeckung ergänzt. Sowohl an diese Zapfen als an die Bogenschenkel setzen sich Muskeln, durch welche die Schenkel einander genähert und die Spannung des Trommelfelles gemindert werden kann. So weit der eigentliche Trommelbogen reicht, ist das Trommelfell plötzlich und scharf als dünne Membran gegen ihn abgesetzt und wird entweder nur von einem schmäleren Falze oder vorspringenden, oft gekehlten Rande eingefasst (Fig. 3), oder von der taschenartigen Hervorragung des Ringes mehr oder weniger überdeckt. Zwischen den Schenkelenden liegt das Stigma, das mit einem, übrigens bei sämmtlichen Stigmen sich findenden Fortsatze mindestens bis zum Rande des Trommelfelles ragt. Die Bedeutung dieses Hackens (Fig. 4), dessen Form und Grösse nach der Species wechselt, ist mir nicht klar. Er dient wohl als Muskelansatz-Stelle. Da er allen Stigmen eigen, ist eine besondere Beziehung desjenigen des Ohr-Stigmas kaum anzunehmen.

Das Trommelfell besteht, abgesehen von der Matrix, aus zwei Schichten. Die äussere trägt feine Tüpfel und Papillen oder feine Zähnchen auf leistenähnlichen Falten, und diese Faltung oder Streifung ist im Wesentlichen concentrisch oder parallel den Schenkeln des Trommelbogens geordnet. Auch die untere Schichte zeigt eine feine Streifung. Ist schon dieses Verhältniss an sich für die

Leitung der Schallwellen sicher von Wichtigkeit, so kommt hinzu die verschiedene Dicke der Trommelhaut. Dieselbe ist am stärksten im unteren Theile, also in der Nähe des Stigma und entlang der von diesem ausgehenden ziemlich geraden unteren Begränzung. An dieser Region passirt der Hörnerv vorüber. Hier ist auch der aräoläre Beleg am stärksten, jene Masse von Zellen und zellenartigen Körpern, welche in einem röthlich oder schwärzlich pigmentirten Maschennetze enthalten sind und sich in einem Bogen um die sogenannten Hornvorsprünge hinziehen. Es ist möglich, dass in diesen Maschen auch zum Theil Nervenendigungen enthalten sind. Allein vor allem gehört dieser Beleg der Matrix an, zumal derselbe auch ausserhalb des Bereiches der Gehörwerkzeuge den Chitinpanzer begleitet.

Wir kommen nun zu den wichtigen Theilen, welche, die »Hornvorsprünge« des Trommelfelles genannt, schon mit unbewaffnetem Auge wenigstens undeutlich sichtbar, dennoch bisher nur unvollkommen beschrieben worden sind. Man hat auszugehen von dem unregelmässig kegelförmigen Gebilde, das Leydig den Vereinigungshöcker nennt. Dieser Kegel entsteht für sich als eine von aussen zugängliche trichterförmige Vertiefung, wie man an Larven mit noch unvollständigen Organen sieht (Fig. 2 k. Fig. 5). Ueber die Höhlung hinaus erstreckt sich ein hackiger Fortsatz, der später verschwindet. Auch verengert sich beim Imago der Eingang in die Kegelhöhle zu einem fast dreiseitigen Loche, und die Höhle weitet sich aus, indem sie zugleich nach der einen Seite hin, der in der Verlängerung des Acusticus liegenden, röhrenartig verlängert ist. Dadurch entsteht natürlich am Kegel ein seitlicher Vorsprung. Sowohl die Gestalt der Innenwand der Haupthöhle als die Form des Seitenjoches (j) mit der Nebenröhre erleidet nach den Gattungen kleinere Veränderungen. Die Nebenröhre ist z. B. bei Stenobothrus rufus bedeutend länger als bei Parapleurus typus. Das Seitenjoch endigt ganz eigenthümlich. Die Seitenwandungen springen nämlich weiter vor und bilden eine Rinne, deren offene Seite natürlich vom Trommelfell abgewendet ist, wie Fig. 1 zeigt. Die oben beschriebenen Theile verdienen den Namen Vorsprünge; sie sind wirkliche Einstülpungen des Trommelfelles nach einwärts mit sehr verdickten Wandungen, an welche sich, wie wir unten sehn werden, das Ganglion eng anlegt. Ganz anders der auf der andern Seite des Kegels liegende Theil, b in Leydig's Abbildungen, bei uns f. Das

ist kein Vorsprung nach Innen, sondern eine flache längliche, nach aussen gewölbte Grube mit verdickten scharfen Rändern. Auch bildet der Boden der Grube an dem gegen das Centrum des Trommelfells liegenden Rande eine Furche, welcher eine nach aussen offene und sichtbare Falte entspricht. Das Verhältniss wird aus der Combination unserer Abbildungen 1 und 7 klar werden. In der ersten sieht man die Grube f von innen. Fig. 7 ist ein schematischer Durchschnitt, A Aussen-, I Innenseite. Mit v^1, v^2 und v^3 sind drei an den Längsseiten der Grube sich markirende Kanten bezeichnet, deren Lage zu einander und zum Kegel aus den Abbildungen zu ersehen. Ob die Kegelhöhle auch mit der Furche der Grube in offenem Zusammenhange steht, ist mir nicht klar geworden. Das Gehörorgan der Larven zeigt, dass die Grube isolirt angelegt wird; dann aber werden die beiden Theile auf das innigste verbunden, und Kegel, Seitenjoch und Grube bilden ein System von Höhlungen und Wölbungen, in und an welche die Ausstrahlungen des Gehörganglions sich legen.

Es bleibt noch ein sogenannter Hornvorsprung übrig, d in Leydig's Abbildungen, t der unsrigen und mit seinem Zubehör in Fig. 8. Schon Siebold hat angegeben, dass ein Theil des häutigen Labyrinthes sich dorthin begiebt, und Leydig lässt diese dreiseitige auffallende Stelle von feinen Hautcanälen durchzogen sein. Dies bedarf wesentlicher Berichtigungen. In dem noch unvollendeten Organ der Larve (Fig. 2) erscheint t als ein rundlicher, nach innen vortretender Höcker. Im Imago ist daraus eine dreiseitige flache Blase oder Kapsel geworden durch Auseinanderweichen der beiden oben erwähnten Schichten des Trommelfelles (Fig. 8 a. i). Es ist nicht schwer, die Kapsel zu isoliren und dann zu sprengen, wobei die Innenwand radiäre Risse bekommt, da die Wölbung nach innen gerichtet ist. Auf der Kapsel nimmt die innere Schichte des Trommelfelles eine andere Structur an; sie allein, und nicht, wie Leydig meint, die ganze Dicke des Trommelfelles an dieser Stelle ist von feinsten Canälchen durchzogen, welche strahlig sich um das Centrum anordnen. Ihre Beziehungen zum Nervenapparat sind unten zu erwähnen. Die Höhlung der Kapsel geht in eine Röhre über und letztere öffnet sich zu einer Rinne oberhalb des interpolirten und in einer Erweiterung der Rinnen liegenden Ganglions g i. Die Rinne erstreckt sich bis an den Fuss des Kegels, und so ist zwischen sämmtlichen, dem knöchernen Labyrinth entfernt vergleichbaren.

Chitintheilen unseres Gehörorganes ein continuirlicher Zusammenhang hergestellt.

Es wird sich nun der Mühe verlohnen, auch den nervösen Theil des Apparates näher zu betrachten. Der Hörnerv (ac) tritt hinter dem Stigma von unten und hinten in das Bereich des Trommelfelles ein und schwillt zu einem ansehnlichen Ganglion an (Fig. 6. 9 g). Dasselbe ist länglich und erscheint je nach der Behandlung und Frische des Präparates prall oder etwas geschrumpft und dann gewöhnlich mit einer mittleren Einschnürung, wie in Fig. 6. Das Ganglion ist reich an Zellen und bekanntlich sind von verschiedenen Forschern stiftartige Endigungen entdeckt, welche nach der Grubenseite des Chitinkegels gerichtet sind und zum Theil diese Wand direct berühren. Unsere Abbildung 10 zeigt solche Elemente, wobei ich bemerken muss, dass ich einen solchen Pinsel oder Bündel von Stiften, wie Leydig ihn abbildet, nie wahrgenommen. Aber auch über das Seitenjoch und in die Grube verbreitet sich das Ganglion mit seiner aus dem Neurilemm des Acusticus hervorgehenden Scheide, und in der Grube und ihrer Furche habe ich ganz ähnliche stiftartige und kolbenförmige Endigungen gefunden, wie am Kegel (Fig. 11). Leydig sagt: »In der Vereinigung von b und c (d. i. des Seitenjoches und der Grube) entstehen polygonale Aushöhlungen, wo der N. acusticus endet; bei f (im Kegel) sind sie mit Luft gefüllt«. Der Durchschnitt des Kegels von Stenobothrus zeigt nur inwendig, also auf der der Hautoberfläche angehörigen concaven Seite Grübchen, von welchen Porencanäle sich bis zur andern Seite erstrecken (Fig. 12). An einem Schnitte des Kegels von Oedipoda vermisse ich diese Vertiefungen. Sie kommen auch in der äusseren Furchenfalte vor, sind aber hier Haargrübchen. Jedenfalls hat Leydig Recht, wenn er das Ganglion sich unmittelbar an den Kegel und Nachbarschaft anlegen lässt. Hensen vermuthet einen, nur an ganz frischen Präparaten nachweisbaren, von »Labyrinthwasser« ausgefüllten Zwischenraum zwischen Ganglion und den harten Theilen, durch welche Flüssigkeit die Uebertragung der Schallwellen auf die Stifte stattfinden möchte. Diese Vorstellung ist entschieden zu beseitigen.

Ich habe schon oben mich dahin ausgesprochen, dass das Pigmentnetz mit den darin eingebetteten Zellen im Wesentlichen der Matrix des Trommelfelles zuzutheilen ist. Ich muss es aber unentschieden lassen, ob dazwischen und zwar zunächst in der Um-

gebung der Labyrinththeile, wie wir sie der Kürze halber nennen wollen, auch Nervenelemente liegen. Wenigstens lässt sich das Neurilemm vom Ganglion aus nach beiden Seiten hin direct in das Pigmentnetz verfolgen. Wir werden auch gleich sehen, dass der Nervenapparat ausgedehnter und complicirter ist, als es bisher schien.

Sowohl von Siebold als Leydig zeichnen einen Fortsatz des Ganglions zu den in meinen Abbildungen mit t bezeichneten, von uns als hohl erkannten Körper. Der zu dieser Kapsel führende Nerv entspringt mit einer breiten Wurzel (Fig. 9) in dem inneren Winkel zwischen Kegel und Grube und senkt sich unmittelbar am Kegel in die oben erwähnte feine Rinne des Trommelfells. Er schwillt zwischen Kegel und Kapsel, aber näher am Kegel, zu einem länglichen, bei den meisten untersuchten Arten sehr deutlichen, bei Oedipoda jedoch unklaren, zelligen Ganglion an (g i). Bis oberhalb dieses kleinen Zwischenganglions ist er nach dem Innern der Trommelhöhle zu nur von der Nerven-Scheide bedeckt, die mithin auf dieser Strecke die Rinne ergänzt. Die Fortsetzung verläuft von hier an in der von der inneren Schichte des Trommelfelles zur Röhre geschlossenen Verlängerung der Rinne und tritt in die dreiseitige Kapsel ein (Fig. 8), indem der Nerv in dieser in ein, wie es scheint, sehr complicirtes, aber höchst schwierig zu behandelndes Ganglion übergeht. In demselben befinden sich, wie man am leichtesten sieht, isolirte Zellen, ferner, wie ich fast sicher an Schnitten und gesprengten Kapseln erkannt zu haben glaube, stiftförmige Endigungen, endlich feinste faserförmige Fortsätze, welche in die oben schon besprochenen, von Leydig erkannten Hautcanälchen eintreten. Man überzeugt sich hiervon, wenn man unter wechselndem Drücken auf das isolirte Object die Verschiebungen der Canälchen und ihres Inhaltes im Zusammenhange mit dem Ganglien-Körper beobachtet und ferner die Veränderungen, welche mit dem Bilde bei dem allmäligen Eintrocknen und dem Zusammenziehen des Ganglions vor sich gehen.

Diese Erkenntniss ist von grossem Werthe, indem wir nunmehr über die Kapsel hinaus geleitet werden und uns an sehr selten gelingenden, aber sicheren Präparaten überzeugen, dass das dreiseitige Ganglion keineswegs ein peripherisches Ende des Nervenapparates ist, sondern ein Sammelcentrum für anderweitige zahlreiche peripherische Elemente. In der Regel, auch wenn man vorsichtig an die Bloslegung der

Innenseite des Trommelfelles geht, ist keine Spur von Fortsätzen oder Anhängen am dreiseitigen Ganglion und seiner Chitinkapsel zu bemerken. Zweimal aber ist es mir geglückt, bei einer Menge von 60 bis 80 Präparationen, einen grossen Theil einer zarten Membran zu erhalten, welche zwischen der Matrix des Trommelfelles und der Tracheenblase sich hinzieht und mit der Kapsel zusammenhängt. Diese Membran ist die Trägerin feiner Fäden, welche von der Peripherie des Trommelfelles kommen, in ihrem Verlaufe spindelförmige Zellen aufnehmen und in die Canälchen der Kapselwand sich verlieren (Fig. 8 z). An dem einen der beiden günstigen Präparate verlief zwischen den Fäden auch eine zarte Röhre (g) mit feinkörniger Masse. Erst mit der Auffindung dieses Verhältnisses lässt sich die Bedeutung des dreiseitigen Ganglions ermessen. Wenn wir alle dargelegten Umstände erwägen, ist wohl nicht zu zweifeln, dass die beschriebenen zarten Fäden mit ihren Zellen die nervösen Leitungsapparate sind, welche in dem Umkreise des Trommelfellrahmens von den Schallwellen afficirt werden, obschon wir ihre äussersten Anfänge nicht kennen. So lange dieser Leitungsapparat nicht bekannt war, wusste man mit dem isolirten dreiseitigen Flecke oder »Hornvorsprung« wenig oder nichts anzufangen. Seine Ausdehnung ist so unverhältnissmässig klein gegen die grosse, leer erscheinende Fläche des Trommelfelles oberhalb und seitlich desselben, dass man ihm keine rechte Bedeutung beimessen konnte. Nachdem wir in der Kapsel ein fein organisirtes Ganglion gefunden, in dem sich von allen Seiten die centripetalen Fäden vereinigen, erscheint es als einer der wichtigsten Theile des ganzen Gehörapparates.

Ueber die Tracheenblase, auf welche man so grosses Gewicht gelegt hat, nur wenige Worte. Ihre Bedeutung scheint mir überschätzt worden zu sein, weil immer nach einer Parallele mit der Tracheenblase der Locustinen gesucht wurde. Legt man den Thorax von innen bloss mit alleiniger Entfernung des Darmcanals und der hinein reichenden Geschlechtsorgane, so erblickt man die Ohrgegend beiderseits von einer flächenhaft ausgebreiteten Tracheenblase bedeckt. Ein Theil derselben legt sich auch über das Trommelfell, ohne sich irgendwo näher mit ihm oder seinem Ringe zu verbinden. Diese weite Tracheenblase ermangelt auch der elastischen spiraligen Verdickungen, welche sie besonders zur Resonanz und Schallleitung geeignet machen würden. Ich kann nicht gerade be-

haupten, dass sie gar nichts mit dem Gehörapparat zu thun habe, jedenfalls aber, dass es höchstens sehr wenig ist. Kaum anders wird es mit den Tracheenstämmen sein, die vom Stigma entspringen und an der untern Seite des Trommelfelles verlaufen.

So weit bin ich mit den Acridiern gekommen. Ob eine Vergleichung einer grösseren Anzahl von Arten uns weiter bringt, wird sich zeigen. Höchst auffallend ist der gänzliche Mangel der Organe bei einzelnen Mitgliedern der Familie. Ich habe mir vergeblich die grösste Mühe gegeben, eine Spur davon bei der Zwerggattung Tettix (Schrankii) aufzufinden, die sich also entweder von der Stammform abzweigte vor der Bildung des Gehörorgans, oder in welcher eine gänzliche Rückbildung eintrat.

Locustinen.

Auch von dieser Familie gab es in meiner nächsten Umgebung im Schwarzwald (Kappelrodeck bei Achern), wo ich diese Untersuchungen anstellte, Vertreter in grosser Anzahl. Verwendet wurden Locusta viridissima, ein seltnes Thamnothrizon, das in den meisten Kennzeichen mit apterus stimmt, aber in der Grösse (nach Fischer's Angabe in den Orthoptera europaea) die Mitte hält zwischen apterus und cinereus; ferner Xiphidium fuscum und Phaneroptera falcata. Letztere ist ein ausgezeichneter Repräsentant der Locustinen mit offenen, d. h. nicht von Hautduplicatoren bedeckten Trommelfellen.

Zunächst wollen wir statt der sehr schematisch gehaltenen Abbildungen der Schnitte bei Hensen a. a. O. 1, 2, 3 einige genauere Schnitte und Flächenbilder geben, nachdem wir uns über die Bezeichnung von Oben und Unten, Vorderseite und Hinterseite verständigt haben. Wenn das Vorderbein, dessen Tibia das Gehörorgan enthält, im Ruhezustand seitlich ausgestreckt ist, so ist das eine Trommelfell nach vorn, d. h. nach der Seite des Kopfendes zu, das andere nach hinten gewendet. In diesem Sinne gebrauchen wir »Vorder«- und »Hinterseite« des Beines und Gehörorganes, wogegen Hensen die offenbare Oberseite des Beines, an welcher die Gehörleiste liegt, mit »vorn«, die Unterseite aber, welche bei der gewöhnlichen Ruhestellung nach unten und dem Leibe zu blickt, mit »hinten« bezeichnet. Wie in der einen Abtheilung (Typus Meconema und Phaneroptera) die membranae tympani offen zu Tage liegen, in der anderen aber (Typus Locusta viridissima) von einer Hautduplicatur bis auf eine enge Spalte überwölbt sind, ist von

meinen Vorgängern auseinandergesetzt. Aber unzulässig ist es jedenfalls, den Raum zwischen diesen Deckblättern und den Trommelfellen (so in unsern Figuren 17, 18, 19) mit Hensen Paukenhöhle zu nennen, da, wenn man nach analogen Theilen sucht, die Blätter in den Ohrmuscheln und den taschenförmigen Duplicaturen der Acridier entsprechen. Phaneroptera und die anderen Gattungen tympanis non obtectis besitzen diesen Raum gar nicht abgegränzt.

Die Trommelfelle sind an verschiedenen Stellen von sehr verschiedenartigem Aussehen und Dicke. Nur die innere, der Trachea angehörige Schichte (tr) ist überall gleichmässig. Die äussere, dem Hautscelet angehörige Schichte (s) ist oben (a) dick, schuppig und undurchsichtig pigmentirt, verdünnt sich aber nach unten (b) zu einer feinen durchsichtigen Membran. Fig. 13 giebt das rechte Gehörorgan von Phaneroptera von vorn. Vom vordern Trommelfell ist nur der dicke Basaltheil gezeichnet, während man von dem hinteren Trommelfell den anderen dünneren Theil b sieht. Ob die Trommelplatte von Meconema überall am Rande am dünnsten ist, wie Hensen angiebt, muss ich dahin gestellt sein lassen. Vielleicht meint Hensen nur, dass die dicke Vorderschiene der Tibia beim Umschlag zum Trommelfell sich gegen die dünne Cuticularschicht der Platte scharf absetzte, die aber gerade hier auf sehr reichlicher Matrix ruht.

Nach Siebold sollte die Tracheenblase, auf welcher die Leiste der Hörstifte liegt, eine einfache Erweiterung der grossen in die Tibia eintretenden Trachea sein. Hensen sagt, diese Trachea verdoppele sich. Jedoch ist auch hiermit und mit dem von Hensen gezeichneten Querschnitt das Verhältniss nicht richtig und vollständig ausgedrückt. Schon am unverletzten Beine von Phaneroptera springt zwischen den beiden Trommelplatten eine Leiste mit freiem Rande (c′) in die Augen, welche weiter unten in eine den Ohrraum mitten durchsetzende Scheidewand übergeht (c). Wir wollen diese ganze Mittelplatte den Steg nennen. Diese Entstehung ist an einer Reihe von Querschnitten zu verfolgen (15. 15 und 16 bis 19). Es ist nicht eine einfache Theilung der grossen Trachea. Von oben her senkt sich eine Falte der Tracheenwand in den im Querschnitt runden oder abgerundet vierseitigen Raum der Trachea ein, dem von unten eine bogen- oder dachförmige Erhebung der Tracheenwand entgegenkommt bis zur Vereinigung. Dabei ist zu bemerken, dass eine mit den Hautbedeckungen zusammenhängende und der

äusseren Trommelfellschicht entsprechende Cuticula (Fig. 17. 19 l) die untere Tracheenwand begleitet, wie mir scheint und ich Fig. 17 gezeichnet habe, auch die obere, von wo sie in die Stegfalte mit einer feinen Schichte von Bildungsgewebe übergeht. So ist also nur auf einer verhältnissmässig kurzen Strecke die Gehörblase in zwei unsymmetrische Längsräume getheilt, die ich jedoch nicht so ungleich finde, wie Hensen. Auch beschränkt sich die Asymmetrie wesentlich auf den obern Theil. Sie wird dadurch verursacht, dass, wie Hensen angegeben, der Gehörnerv nicht in der Mittellinie, sondern seitlich in die Gehörregion eintritt und seitlich die Stiftleiste begleitet. Dadurch wird die Falte und der ganze obere Theil des Steges auf die andere Seite gedrängt. Gegen das untere Ende des Ohres sieht man eine kurze schiefe, von Tracheenwandung gebildete Röhre, welche wie ein Loch in den Tracheen erscheint (Fig. 13. 20. f). Hier nämlich verengern sich in seltsamen, mir nicht völlig klaren Biegungen die Räume der durch den Steg getheilten Tracheenblase und bilden eine die Tibia weiter versorgende Haupttrachee von ungefähr demselben Kaliber, wie unter dem Knie. Uebrigens ist die Tracheenwand unter dem Anfangstheile der Gehörleiste oft noch ganz symmetrisch und nicht eingesenkt, sondern nach aussen gewölbt.

Wir gehen nun auf den Nervenapparat und seinen nächsten Zubehör über. Dass die Hörleiste, diese ausgezeichnete Reihe von Stiften und ihren stützenden und deckenden Nebentheilen (Fig. 21 L) nicht blos eine Fortsetzung des Nerven ist, sondern von demselben bis an ihr Ende begleitet wird, ist Hensen's Entdeckung. Doch ist seine Abbildung über den Zusammenhang namentlich am Anfange der Leiste (a. a. O. Fig. 5), nicht befriedigend. Der Nerv bildet hier ein Ganglion (Fig. 21 g), und mit diesem hängt eine gekrümmte Reihe dichtgedrängter Stifte mit Nebenorganen zusammen, welche Hensen als einen unklaren Haufen von Zellen zeichnet und »eine zweite Art von Hörstifte« nennt. Das ist deshalb unrichtig, weil auch an diesen Stiften die Theile nachweisbar sind, wenn auch unklarer, wie an den folgenden, die in gerader Linie aneinander gereiht sind. Ich will gleich hier eine Angabe Leydig's berühren, welche von Hensen als absolut irrig hingestellt wird. Nach Jenem sollen nämlich die Hörstifte nicht in einer, sondern in zwei Reihen vorhanden sein. Unter meinen sehr zahlreichen Präparaten ist mir dieser Fall ein einziges Mal bei

Phaneroptera falcata vollkommen deutlich, ohne dass eine Täuschung unterlaufen konnte, vorgekommen. Es handelt sich mithin um eine seltene Varietät, auf welche Leydig gerade gestossen ist.

Die Form der Hörleiste in ihrer Ganzheit wird durch die chitinöse Hülle bestimmt, welche eine Fortsetzung des Neurilemms des Nerven und Ganglions ist und in eben so viele Querfächer getheilt ist, als Stifte vorhanden. Nur in der obern gedrängten Querreihe der Stifte scheinen diese Fachwände zu mangeln. Hensen sagt (a. a. O. S. 145): »Die Gehörleiste ruht mit breiter Basis auf der Trachea. Der freie Theil der Leiste ist mit einer dünnen Chitinmembran überzogen. Diese bildet an den Seiten der Leiste verdickte Streifen. Sie lassen sich leicht abziehen; nur der Chitinüberzug auf der Mitte der Leiste lässt sich nicht gut entfernen.« Danach würde also die Leiste nach unten gar keine eigene Hülle besitzen. Meine Beobachtungen sind anders. Ich finde zwar auch, dass ganz ähnlich, wie Hensen angiebt, die Hörleiste von oben durch eine Membran bedeckt wird, deren Umschlag nach beiden Seiten hin von den Stiften absteht und in die Breite sich ausdehnt, bis er sich auf der Trachea verliert. Dazu kommt aber ein zweiter seitlicher Umschlag, welcher eine nach unten sich verengende keilförmige Rinne bildet, deren Schneide auf der Trachea ruht (Fig. 22. 23). Unser Bild 24 zeigt einen Theil der Leiste von oben, einen andern seitlich verdrückt; in 25 ist die Leiste so gequetscht, dass der schmale verticale Theil auch in die horizontale Lage gebracht wurde. Es geht aus diesen Präparaten, wie ich sie oft gehabt, hervor, dass bis zur Kante der Leiste jeder Stift sein besonderes Fach hat und von seinen Nachbarn völlig isolirt ist. Das letztere ging übrigens schon aus Hensen's Beobachtungen hervor, seit der die Hörleiste begleitende Nerv mit seinen queren Verbindungen zu den Stiften das Bild einer Klaviatur gab. Am obern breiten Theile der Leiste ist die Rinne auch dem Ganglion gegenüber durch einen starken Fortsatz befestigt; unten steht sie durch eine Membran mit den benachbarten Tracheenwandungen in Verbindung.

Zu den, den einzelnen Stift stützenden und deckenden Organen gehören nach Hensen vier Zellen, eine Deckzelle, zwei Seitenzellen und eine »Basalzelle«. Am auffallendsten ist die Deckzelle (dc). Sie bedeckt den Kopf des Stiftes in Form eines abgerundet vierseitigen Polsters, reicht jedoch an den den benachbarten Stiften zugewendeten Seiten nicht so weit herab, als (nach unserer

Bezeichnung der Regionen des Beines) an der Vorder- und Hinterseite. Sie liegt im natürlichen Zustande und auch oft in den mit verschiedenen Reagention behandelten Präparaten dem Stift unmittelbar auf, wird aber auch nicht selten sammt ihrer Hülle abgehoben, namentlich nach kürzerer Einwirkung von Kali bichr. (Fig. 26 A. 22. 23). Diese Fälle bestätigen vollends, was alle übrigen Beobachtungen mich lehrten, dass die Membran der Deckzelle mit der Hülle des Stiftes nichts zu thun hat. Ich muss also Hensen widersprechen, wenn er sagt (a. a. O. S. 199): »Wie ich mit Mühe zu sehen glaube, bildet die Hülle — des Stiftes — auch hier wieder eine Duplicatur und zwar in der Weise, dass die Hülle der überliegenden Zelle zur Membran des Stiftes wird von da an, wo sie damit in Berührung tritt, dabei aber bis zu jenem Höcker des Kopfes hin verläuft und sich hier zurückschlägt und zur engeren Hülle des Stiftes wird.« Die Bilder 22 und 23 sind getreu gezeichnet, was ich wegen des auffallenden Querstriches durch die Deckzelle hervorhebe. Dieser Streifen kann nur der Querwand des Stiftfaches angehören.

Die Seitenzellen (Fig. 22. 3) habe ich einige Male in ausgezeichneter Klarheit gesehen. Sie liegen, wie Hensen angiebt, innerhalb der von Hensen allein gekannten Seitenmembran der Leiste. Allein eben so sicher ist, dass sie sich ausserhalb des schmalen unteren Theiles der eigentlichen Leiste befinden. Ich muss noch weiter gehen; sie scheinen mir als paarige grosse Zellen, welche den ganzen Raum zwischen der Oberwand der Trachea und der schiefen Fläche unterhalb der Deckzelle ausfüllen, nicht constant zu sein, sondern häufig durch kleinere blasige Zellen ersetzt zu werden (Fig. 26. c. bl).

Ich stehe auch mit Hensen's Angabe über die »Basalzelle« in Widerspruch. Da ich sie als einen Theil der Nervenleitung in Anspruch nehme, ist sie weiter unten näher zu betrachten.

Hensen's wesentlichstes Verdienst in seiner Arbeit über das Gehörorgan der Locusta ist, den Verlauf des Hörnerven neben der Hörleiste und den seitlichen Zusammenhang der Stifte mit diesem Nerven nachgewiesen zu haben. Meine Beobachtungen dienen zur Bestätigung dieser schönen Entdeckung; nur in einigem Detail dieser schwierig im Zusammenhang zu übersehenden Verhältnisse weiche ich ab. Das Gebilde, welches in seiner Totalität Hörstift genannt wird, besteht aus einer sehr festen Hülle und einer feinen

Nervenfaser, der Chorda Hensen's, die aus einem im Dache der Hülle liegenden Köpfchen hervorgeht (Fig. 26). Der Behauptung Hensen's, dass die Hülle des Stiftes durch einen Umschlag der Membran der Deckzelle gebildet werde, bin ich schon oben entgegengetreten. Nicht durch eine solche, nicht vorhandene Continuität, sondern durch eine Art von Verwachsung der Deckzellenmembran mit dem Hüllendache werden beide eng mit einander verbunden, so dass ein Abheben nur nach Einwirkung von Reagentien stattfindet. An der Hülle unterscheidet man schärfer, als Hensen's Zeichnungen angeben, das Dach und die Seitenwandungen, und zwar lässt Hensen diese Trennung deshalb nicht hervortreten, weil er Leydig's Angabe, die Stifte seien vierkantig, entschieden abweist. Er beruft sich auf das ausnahmslos kreisrunde Bild, welches man bei der Ansicht der Stifte von oben hat (a. a. O. Fig. 10 B). Die doppelt conturirten vier Pyramidenkanten können allerdings blosser optischer Effekt sein und sind es wohl in der Regel. Allein abgemacht ist damit die Sache noch nicht. Fig. 26 C gebe ich einen Stift mit Deckzelle von Locusta viridissima, ganz frisch im Blute des Thieres untersucht, und in D einen von Xiphidium fuscum nach 20stündigem Liegen in Kal. bichr. Hier ist an eine Täuschung nicht zu denken, die Bilder waren scharf und klar und hönnen nicht auf Rechnung eines Lichteffekts gebracht werden. Dort geht das Dach in vier Zähnchen, hier in vier Lappen aus, und die Gestalt des zugespitzten Theiles des Stiftes kann unmöglich eine andere als eine, in dem einen Falle ziemlich scharf, im andern abgerundet vierkantige mit Einbuchtungen der Flächen sein. Dass diese Formen nicht die Regel, ist eben so gewiss, ich weiss aber nicht, wie diese Ausnahmen aufzufassen. Zur Erläuterung meiner Bilder Fig. 26 E. F muss ich eine längere Stelle aus Hensen's Abhandlung citiren: »Bei der Verfolgung der Chorda (d. h. des vom Köpfchen ausgehenden Fadens, Fig. 26 B) fällt mir auf, dass in der Spitze des Stiftes der Faden sehr scharf und dunkel erscheint, weiterhin aber weniger scharf hervortritt. Dabei ist aber gerade die Spitze des Stiftes besonders dickwandig, ein Verhalten, das Siebold auf seinen genauen Zeichnungen zu markiren nicht unterlassen hat. Dieses Aussehen der Chorda brachte mich dazu, jenes verdickte Ende des Stiftes genauer zu betrachten. Doch mühte ich mich vergebens ab, bis ich ein schönes System 1/20″ in die Hände bekam, mit dem sich unerwartet das Räthsel, was für mich bis

dahin diese Stifte zu umhüllen schien, löste. Es zeigte sich nämlich, dass jene verdickte Stelle daher rührt, dass die Membran des Stiftes hier verdoppelt ist. Die äussere Membran, an der Spitze angelangt, schlägt sich nach innen um und läuft wieder zurück. So lange die Spitze verdickt und glänzend ist, so lange liegen beide Membranen unmittelbar an einander und sind möglicher Weise verklebt, von da an, wo diese glänzende Verdickung aufhört und wo gleichzeitig die Chorda etwas mehr verdickt scheint, löst sich die innere Membran von der äusseren ab, wird zarter und läuft, als weit abstehende Hülle die Chorda begleitend, bis zum verdickten Kopf des Stiftes hin.«

Hensen erschliesst scharfsinnig die wirkliche Existenz dieses »inneren Tubus« nur aus den durch die äussere Hülle schimmernden Linien und Schatten. »Ein directer Beweis wäre nur dann zu führen, wenn die äussere Wand des Stiftes zerrissen werden könnte.« Nun, diese Bedingung ist in meinem Präparat Fig. 26 E vollkommen, in F so weit erfüllt, dass der innere Tubus in seinem ganzen Verlauf bis in das Dach des Stiftes zu verfolgen ist. Leider ist in beiden Präparaten, die man natürlich nur dem glücklichen Zufall verdankt, die Chorda herausgerissen. E ist von Xiphidium fuscum, G von Phaneroptera falcata. Ob Hensen mit Recht glaubt, dass der innere Tubus das körnige Köpfchen im Dache des Stiftes umhüllt, kann ich nicht entscheiden.

Ueber die Chorda, das im Stift verlaufende Nervenende, mit ihrer knopfförmigen Anschwellung, dem Köpfchen (Fig. 26 B), habe ich nichts Neues zu sagen, nachdem ich oben ausgeführt, dass ich Hensen nicht beistimme über den Ursprung des Stiftes, insoweit er die Hülle der Chorda ist. Ich glaube vielmehr, dass die Entwicklungsgeschichte uns den ganzen Stift als eine einzige Zelle zeigen wird. Die Deutung des Bildes eines Stiftes von oben (26 G) hat Hensen gegeben. Der Centralpunkt ist die Chorda, der innere Kreis der Umfang des Chordaköpfchens, der äussere die Stifthülle; darüber liegt die im Horizontal-Durchschnitte fast vierkantige Deckzelle. Dieses Bild passt nur bei der Voraussetzung, dass mindestens das Dach des Stiftes ein Rundgewölbe ist. Die Stifte 26 C. D müssen von oben anders aussehen.

Wir haben nun die Chorda bei ihrem Austritt aus der Spitze des Stiftes zu verfolgen. Nach Hensen (a. a. O. Fig. 12. 13) würde sie an einem stielartigen Fortsatze der sogenannten Basalzelle in

Form eines feinsten Fadens, wie im Stift, hinabsteigen, um dann in den quer verlaufenden Fortsatz überzugehen. Obgleich Hensen sagt: »Ich konnte lange nicht volle Sicherheit darüber erlangen, ob die Chorda sich etwa mit dem Kern der Basalzelle[1]) verbinde oder nicht, bekam aber dann Präparate, aus denen hervorging, dass sie an ihm vorbei und in den Fortsatz der Ganglienzelle hineingeht« — muss ich doch anderer Meinung sein und die ganze Basalzelle Hensen's in die Nervenbahn einbeziehen. Ich habe an mehreren, besonders aber an einem ausgezeichnet gelungenen Schnitte von Xiphidium (ein Theil davon Fig. 27) gesehen erstens: dass der Schlauch, den Hensen als Fortsetzung der Basalzelle auffasst, eine Hülle um die Verlängerung der Chorda bildet (27. 28 u), zweitens: dass dieser Nervenfaden sich bis in die Zelle erstreckt, drittens: dass der von dieser Basalganglionzelle (v) zur »Ganglionzelle« führende Quernerv (w) aus der Basalganglionzelle hervorgeht. Der Schnitt war der Art ausgefallen, dass am breiten oberen Ende die Stifte mit den erwähnten Theilen im continuirlichen Zusammenhange verfolgt werden konnten. Gegen das Ende der Hörleiste fehlt der Theil a und sitzt der Stift unmittelbar auf der Basalganglionzelle auf. Nichts anderes als diese Basalzellen sieht man in dem schmalen unteren Seitentheile der Rinne der Gehörleiste, in jedem Fache eine (Fig. 24 v). Hier muss eine Durchbohrung stattfinden, wie auch die Fig. 23 beweist. Da aber die Querfaser wahrscheinlich unmittelbar an der, der Trachea angehefteten Kante austritt, so wird die directe Beobachtung des feinen Loches kaum möglich sein.

Sehr häufig findet sich, beobachtet bei Xiphidium und Phaneroptera, eine Zelle (x) in der Querfaser interpolirt. Ich glaube, überzeugt sein zu können, dass wir es nicht mit einem Kerne des Neurilemm zu thun haben, wie die Hensen'schen Abbildungen deren viele zeigen; doch bleibt immerhin das nicht constante Vorkommen auffallend.

---

[1]) Ich bin nicht zur völligen Klarheit gekommen, welches Gebilde Hensen denn eigentlich „Basalzelle" nennt, da seine Abbildungen mit den Textworten im Widerspruch zu sein scheinen. Einmal scheint es, dass, was ich als Zelle mit feinem Kern auffasse, Hensen's „birnförmiger Kern" ist, während in seiner Fig. 13 der Theil c in der Figurenerklärung „Basalzelle" genannt wird. Für mich besteht kein Zweifel, dass Zelle der richtige Ausdruck; dann kann aber von einem birnförmigen Kern derselben nicht die Rede sein.

Die Querbänder führen in die von Hensen entdeckten Ganglionzellen, welche wir zur Unterscheidung von den Basal-Ganglionzellen die Seiten-Ganglionzellen nennen (y). Auch die Querreihe von Stiften im Kopfe der Hörleiste (21. d e) hat einen Haufen ihr zugehöriger Seiten-Ganglionzellen. An mehreren dieser Organe im Präparat von Xiphidium bemerkte ich jederseits ein kleines zellenartiges Gebilde (27. 29 z), das mit einem kurzen Stiel mit der Seiten-Ganglionzelle zusammenhängt und in einen nicht weiter zu verfolgenden Faden übergeht. Da sich eine Seiten-Ganglionzelle mit diesen Anhängen isoliren liess, so kann ein Irrthum nicht obwalten. Die Verbindung der Seiten-Ganglionzellen mit dem Nervenstrange hat Hensen beschrieben. Beiläufig sei erwähnt, dass ich den Tibialnerven von Locusta viridissima weit unter dem Bereich des Gehörganges mit einer Reihe grosser Zellen belegt fand (Fig. 31), welche innerhalb der Nervenscheide zu liegen schienen und jedenfalls nicht mit Scheidenkernen verwechselt werden konnten.

Ich habe nun das Thatsächliche meiner Beobachtungen mitgetheilt. Es geht daraus hervor, dass die Gehörorgane der beiden Gruppen der Acridier und Locustinen nur in den allgemeinsten Umrissen sich vergleichen lassen. In keiner Abtheilung der Thierwelt sind die Bedingungen zur Herstellung und Hervorbringung von Hörwerkzeugen so günstig, wie bei den Gliederthieren. Richtiger kann man auch sagen, nirgends seien die Vorbedingungen zum Hören so ausgeprägt in der allgemeinen Beschaffenheit des Körpers, als im Gliederthier. Und hierin liegt offenbar der Grund, so paradox es auf den ersten Blick erscheinen mag, dass wir bei den allermeisten Gliederthieren entweder vergeblich nach Hörwerkzeugen suchen oder sie in der einfachsten Form als Hörhaare finden. Die Hörhaare und überhaupt die Gehörorgane der Krebse sind Vertheidigungs- und Spürorgane und stehen wahrscheinlich nie in Beziehung zum Verkehr der Geschlechter. Ob ein wirkliches Hören, nach dem gewöhnlichen Begriff, stattfindet, ist sehr fraglich. Ihnen reiht sich die Mehrzahl der Insecten an, bei denen Modifikationen von Haaren und Hautnerven diese Theile als geeignet zur Vermittlung von Gehörs- oder ähnlichen Empfindungen erscheinen lassen. Bei den Acridiern und Locustinen treffen wir nun auf ausgezeichnete, den Verkehr der Geschlechter erleichternde und, nach Graber's interessanten Untersuchungen, offenbar durch die geschlechtliche Zuchtwahl hervorgebrachte Tonapparate und mit ihnen

ganz specifisch ausgebildete Hörwerkzeuge. Wie nun, um einen Vergleich für die Beurtheilung herbeizuziehen, nach Fritz Müller's lichtvoller Darstellung in den verschiedenen Familien der Landkrabben, die Kiemen unabhängig von einander verschieden modificirt wurden, so in den beiden Heuschreckenfamilien das gemeinschaftliche Material. Dass hier wie dort der Hörnerv Endigungen haben muss, dass Ganglionzellen vorhanden, dass die Chitinbedeckungen trommelfellartige Scheiben bilden, Tracheen als Leitungs- und Resonanzapparate in Verwendung kommen, versteht sich von selbst. Allein hiermit ist die Vergleichung geschlossen. Und wenn Hensen die Hörstifte nicht nur innerhalb der Insecten im Speciellen vergleicht, sondern sogar mit dem Hörhaar der Krebse schematisch zusammenstellt, so erscheint mir das durchaus gewaltsam und unstatthaft. Denn was soll damit ausgedrückt werden? Vor allen Dingen nicht eine wahre aus der Descendenz ableitbare Homologie. Dann könnte es nur eine von den acustischen Gesetzen abhängige Convergenz sein. Ich muss mir allerdings denken, da das Nervensystem, Ganglionzellen und Fasern, für alle Gliederthiere gemeinschaftliches Erbtheil ist, dass Nervenendigungen innerhalb der Abtheilung und darüber hinaus durch Schallwellen in ähnlicher oder gleicher Weise afficirt und modificirt werden, also Aehnlichkeit durch Anpassung, also Converganz resultirt oder resultiren kann. Diese Uebereinstimmung ist aber nicht einmal bei den beiden Heuschreckenfamilien eingetroffen, denn die Hörstifte der Acridier sind ja durchaus andere, als die der Locusten; und vollends auf den weiteren Verlauf des Nervenendes nach dem Centrum, das Einschieben von Ganglionzellen u. s. w. können doch unmöglich jene physikalischen Verhältnisse entscheidend bis zur scheinbaren Homologie einwirken. Das lehrt auch der von uns untersuchte Fall.

Wir kennen sowohl von den Acridiern als den Locustinen nur die fertigen Gehörorgane. Es wird sich herausstellen, wie ich wenigstens in dem einen Falle nachweisen konnte, dass sie in den Larven vor Eintritt der Geschlechtsthätigkeit noch unvollendet sind, und vielleicht giebt uns die embryonale und frühe postembryonale Entwicklung Fingerzeige, wie die Erwerbung dieser so interessanten Organe vor sich gegangen ist.

Nachtrag.

Nach dem Abschlusse dieser Arbeit erfahre ich, dass Herr Professor Graber in Gratz eben auch Untersuchungen, und zwar weit umfangreichere, über denselben Gegenstand vollendet hat, welche demnächst veröffentlicht werden. Ich würde die meinigen wohl kaum publiciren, wenn mein verehrter Freund mir nicht schriebe, dass er in den wesentlichsten Punkten zu anderen Resultaten gelangt sei, als Hensen, und, im Anschluss an denselben, ich. Was ich nur als frommen Wunsch aussprechen konnte, Einblick in die Genesis der fraglichen Organe, scheint von Graber erreicht worden zu sein, und ich sehe daher mit Spannung seiner Monographie entgegen.

Strassburg, 12. November 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. X, XI und XII.

1. Linkes Ohr von Stenobothrus rufus von innen (ohne Ganglion); R Trommelbogen; st Stigma; k kegelförmiger Vorsprung; j Seitenjoch desselben; f nach aussen gewölbte Grube; v Kanten der Grube (vergl. Fig. 7) t dreiseitige flache Kapsel; g i Zwischenganglion; a c Hörnerv.
2. Linkes Ohr einer Larve, wahrscheinlich Parapleurus typus; Buchstaben wie in 1.
3. Ein Stück aus dem oberen Rande des Ohres von Oedipoda coerulans; man sieht den vorspringenden Theil des Ringes und den Ansatz des Trommelfelles.
4. Das am Ohre liegende Stigma von Parapl. typus.
5. Der Kegel aus Fig. 2, von aussen.
6. Kegel und Umgebung mit den Nerven-Theilen von Parapleurus typus. g Ganglion des Acusticus.
7. Schematischer Durchschnitt der Grube f. A Aussenseite; I Innenseite.
8. Die dreiseitige Kapsel t und Zubehör von Parapleurus typus; o offene Rinne; g i Zwischenganglion; e geschlossene Röhre; a Aussenwand; i Innenwand des Trommelfelles; z Ganglionzellen; g Nervenröhre (?).
9. Ganglion mit sehr ausgeprägtem Lobus des Kapselnerven; von Parapleurus typus.
10. Ganglionzelle und Stifte aus dem Ganglion von Parapl. typus.

11. Kolben (Nervenendigungen) und Ganglionzelle mit zwei Fortsätzen aus der Grube von Par. typus.
12. Durchschnitt des Kegels von Stenobothrus rufus.

---

13. Das Gehörorgan von Phaneroptera falcata, rechtes Bein, von vorne, mit Hinwegnahme des durchsichtigen Theiles des vorderen Trommelfelles. F Oberschenkel; T Tibia; a oberer dickerer Theil des vorderen Trommelfelles; b dünnerer unterer Theil des hinteren Trommelfelles; c Steg; c' Stegrand; d untere Einbuchtung der Tracheenwand; f Lumen der Röhre, gebildet durch die Faltungen der zweigetheilten Tympanaltrachea da, wo dieselbe zur grossen Tibialtrachea wird; w äusserer Chitinrand.
14. Querschnitt des Ohres von Phaneroptera falcata, unterhalb des Knies ab wie in 13; te Tracheenwand.
15. Querschnitt weiter unten; s äussere Schichte des Trommelfelles, dem Hautscelet angehörig; c Steg, aus der Faltung der oberen Tracheenwand hervorgehend; c' Stegrand.

16 bis 19. Durchschnitte von Thamothrizon (apterus?), die Bildung des Steges und das Verhältniss der durch die Tympanaltrachea begränzten Räumen zeigend; p Raum der äusseren Ohrmuschel, gebildet durch den Hautumschlag m; t Chitinschichte, welche von der äusseren Haut bei Bildung der unteren Stegfalte auf die Tracheenwand übergeht. Die anderen Buchstaben wie oben.

20. Steg und unmittelbar damit zusammenhängende Tracheentheile von Phaneroptera falcata, von der Seite. Die Kante g ist durch den Längsschnitt entstanden und gehört, wie auch d und e, dem Tracheenboden an, respective dem Umschlage vom Stege oder den dachförmig sich von unten zum Steg erhebenden Tarcheenblättern, welche zum Trommelfell werden.

---

21. Gehörganglion und Gehörleiste von Phaneroptera falcata. G Ganglion, L die chitinisirte Rinne, in welcher die Reihe der Nervenstifte, de, liegt; de' die oberen, in eine Querreihe zusammengedrängten Stifte; g ein Theil der zu den oberen Stiften gehörigen Ganglionzellen. Die Fortsetzung des aus dem Ganglion entspringenden Nerven und die übrigen Ganglionzellen sind nicht gezeichnet.)
22. Querschnitt durch den oberen Theil des Gehörorganes von Phaneroptera falcata noch oberhalb des Steganfanges. de Deckzelle. Der Streifen ist der Ausdruck des Randes der Querwand des Stiftfaches. s Seitenzellen; g' Seitenganglionzelle.
23. Die Leiste im Querschnitt und etwas von der Seite. x die Ganglionzelle eines Querbandes. Die punctirte Seiten-Ganglionzelle y war im Präparat abgerissen.

24. Stück aus dem unteren Theile der Rinne, theils von oben, theils zur Seite gelegt. Man sieht die Stiftfächer. v Basalganglionzelle (Basal-Stützzelle Hensen's) von Phaner. falcata.
25. Aehnliches Stück von Locusta viridissima.
26. Stifte. (Näheres im Text.)
27. Aus einem Längsschnitt der Hörleiste von Xiphidium fuscum. g Seiten-Ganglionzelle; w Querband; x Ganglionzelle des Querbandes; v Basal-Ganglionzelle; u Faser, welche die Basal-Ganglionzelle mit der im Stifte verlaufenden Chorda verbindet.
28. Stifte in Verbindung mit den Basal-Ganglionzellen von Phaneroptera falcata.
29. Eine Seitenganglionzelle im Zusammenhange mit dem Nerven, der Querfaser und den Nebenzellen, von Xiphidium fuscum.
30. Ein die Fig. 28 ergänzendes Präparat, wobei die Fächer nicht hervortreten.
31. Ein Stück Tibialnerv mit eigenthümlichen Ganglionzellen von Locusta viridissima.

Der Ventriculus terminalis des Rückenmarks.

Von

W. Krause,

Professor in Göttingen.

Hierzu Taf. XIII.

Es gibt einen fünften Ventrikel der Centralorgane, wenn man den der Medulla oblongata als V. quartus bezeichnet. Der fünfte liegt am unteren Ende des Conus medullaris und kann Ventriculus terminalis des Rückenmarks genannt werden.

Seit längerer Zeit ist es bekannt, und leicht zu bestätigen, dass sich der Centralkanal am Uebergange in das Filum terminale bei Säugethieren der vorderen Längsspalte nähert, beim Menschen aber der hinteren. Dann soll sich der Kanal eine Strecke weit beim Menschen in die hintere, beim Rinde etc. in die vordere Längsspalte öffnen. Gleichwohl leuchtete ein, dass ein so fundamentaler Unterschied unter den Säugern nicht wahrscheinlich sei. Die Sache musste anders zusammenhängen.

Anatomie. Beim Menschen ist im oberen Theile des Filum terminale die Höhle des Centralkanals cylindrisch. Am Uebergange in das untere Ende des Conus wird dieselbe zu einer transversalen, der hinteren Peripherie des letzteren näher gerückten Spalte (Fig. 1). Diese Spalte entspricht dem untersten Ende des Ventriculus terminalis. Nach aufwärts am Rückenmark wird der Ventrikel rasch tiefer (in der Richtung von vorn nach hinten) und breiter (von links nach rechts); derselbe hält sich gewöhnlich näher an die hintere Peripherie (Fig. 4) und seine Form gleicht auf dem horizontalen Querdurchschnitt einem Dreieck (Fig. 2), dessen Basis vorn

gelegen und dessen Spitze nach hinten gerichtet ist. Am oberen und unteren Ende vermindert sich der transversale wie der Dickendurchmesser, und der frontale sowohl als der sagittale Längsdurchschnitt des Ventrikels erscheint daher als spindelförmige Spalte. Nach oben läuft sie spitz zu; nach unten erfolgt die Verschmälerung allmäliger. Die Länge von oben nach unten (Fig. 8) beträgt beim Erwachsenen mehrere (bis 8—10) Mm.; die Breite von links nach rechts 0,5—2,0, gewöhnlicher 0,6—1,0; die Tiefe (oder Höhe) von vorn nach hinten 0,4—1,1 Mm. Der Ventrikel ist daher auf Querschnitten gehärteter Präparate sehr bequem mit freiem Auge sichtbar. Jedoch erklärt es sich aus der Seltenheit unmittelbar nach dem Tode zu untersuchender Objecte, sowie aus der Zartheit seiner hinteren Wand, wie ein solch relativ grosses Gebilde unbekannt bleiben konnte. An seinem oberen Ende geschieht der Uebergang des Ventriculus terminalis in den Centralkanal des Conus medullaris, welcher daselbst, wie man weiss, eine mediane Längsspalte des letzteren darstellt, vermittelst einer allmälig beginnenden und successive nach oben zunehmenden schnabelförmigen Vertiefung der Basis seiner Höhlung in der Richtung nach vorn (Fig. 3). Nach und nach wandelt sich das querliegende Dreieck in ein solches um, dessen Spitze nach vorn, dessen kurze Basis nach hinten gelegen ist und zugleich erscheint seine Hinterwand häufig in der Richtung von hinten her eingedrückt, so dass die Hinterwand oder das Dach des Ventriculus terminalis zwei seitliche nach hinten und lateralwärts gebogene Spalten oder Hörner zeigt (Fig. 3. Fig. 6).

Präparirt man unterhalb der Austrittsstelle des N. coccygeus (die untersten Fasern der vorderen Wurzel treten bekanntlich einige Mm. tiefer aus der Substanz des Conus, als die hintere Wurzel) aus dem Rückenmark unmittelbar nach dem Tode die Pia mater von der Hinterfläche des frischen Markes ab, so zeigt sich am unteren Ende des Conus eine Stelle, wo dies anscheinend sehr leicht geht und dann eine longitudinale Höhlung zum Vorschein kommt. Diese gehört dem seiner Länge nach eröffneten Ventrikel an.

An gehärteten Präparaten fällt die Stelle, wo der Ventrikel sich befindet, dem freien Auge durch Faltungen auf, welche die Pia bildet, sobald das unterste Ende des Conus nach hinten gebogen wird. Nach diesem Experimente ist freilich das Präparat für die mikroskopische Untersuchug nicht mehr zulässig; gleichwohl wurden mehrere für die Constatirung des Factum verwendet. Scheinbar

bildet allein die Pia mater das Dach. Unter dem Mikroskop zeigt sich aber bei starken Vergrösserungen, dass die hintere Begrenzung des Ventrikels nicht nur von der Pia, sondern auch von dem gewöhnlichen Flimmer-Epithel des Centralkanals und einer zwischen beiden liegenden dünnen Rückenmarksschicht: Substantia gelatinosa und Rest der Hinterstränge gebildet wird (Fig. 1—7). In dieser Höhe des Rückenmarks sind zwar die weissen Markstränge (Fig. 4) continuirlich unter einander verschmolzen; die grauen Hörner aber existiren noch und wenigstens die vorderen enthalten deutliche multipolare Ganglienzellen von 0,014 Mm. Durchmesser.

Der Ventriculus terminalis ist in allen Lebensaltern vorhanden und wird noch bei 70jährigen Personen angetroffen. Gegen das 40. Lebensjahr beginnt derselbe öfters zu obliteriren. Die Obliteration kann den ganzen Hohlraum oder einen Theil betreffen. Meistens wird sein Dach von hinten her gleichsam eingedrückt: die Figur seines oberen Endes (Fig. 3. Fig. 6) kehrt weiter abwärts in vergrössertem Massstabe wieder. Oder die Obliteration beginnt vorn und schreitet nach hinten fort; oder der Ventrikel zerfällt in mehrere kleine Höhlen, die von vorn nach hinten auf einander folgen. Die Mitte bleibt natürlicherweise länger offen als das obere und untere Ende, da erstere den grösseren Binnenraum enthält.

Ueber die Obliteration des *Centralkanals* selbst im ganzen Rückenmark ist noch zu bemerken, dass sie sehr leicht festzustellen ist, falls man das letztere unmittelbar nach dem Tode herausnimmt und in zweckmässiger Weise härtet. Wenn einige Male die Erfahrung gemacht wurde, dass die Obliteration sich als scheinbare erweist und nur durch unvorsichtige Härtung (Torsion des Rückenmarks, Gerinnselbildung, beginnende Fäulniss, Ablösung des Epithels, namentlich aber durch schiefe Schnittführung) entstanden ist, so pflegen Manche im Anfange geneigt zu sein, die Obliteration überhaupt für ein Kunstproduct anzusehen. Dieses Stadium der Erkenntniss durchgemacht zu haben, erzählen mehrere Untersucher des Rückenmarks von sich.

Indessen ist es an Carmin-Präparaten nicht schwer, die Capillargefässe zu sehen, welche die obliterirten Stellen des Centralkanals durchziehen. Es kommt auch nicht selten und namentlich im Sacralmark vor, dass der Centralkanal doppelt, d. h. an einer Stelle seines Querschnitts obliterirt ist. Verdoppelung wurde zuerst von Gall[1])

1) Gall et Spurzheim Anat. et physiol. du système nerv. 1810. T. I S. 71. Bei Spina bifida.

beschrieben, während den Beobachtungen[1]) eines dreifachen Kanals die Verwechslung mit der damals nicht bekannten paarigen Centralvene des Rückenmarks zu Grunde liegt. Die Obliteration ist als Altersveränderung aufzufassen; sie wird zwischen dem 30. und 40. Jahre häufig, obgleich der Centralkanal noch bei 70—80jährigen Leuten in seiner ganzen Länge offen getroffen wird. Uebrigens beruht das scheinbare Fehlen der Obliteration bei Säugethieren vielleicht auf dem Umstande, dass letztere fast immer in jugendkräftigem Zustande untersucht resp. getödtet zu werden pflegen. Es kann dabei freilich auch um eine Eigenthümlichkeit des Menschen sich handeln, gerade wie beim Ventrikel des Lobus olfactorius[2]).

---

1) Calmeil, Journ. de progrès. 1828. T. XI. S. 80.

2) Das im Bulbus selbst gelegene Vorderende des weissen Tractus olfactorius enthält nämlich in seiner Längsaxe ein gefässreiches netzförmiges Bindegewebe. Dies ist der Rest des obliterirten embryonalen Ventriculus lobi olfactorii. Die betreffende jedenfalls dem offenen Ventriculus lobi olfactorii des Säugethierhirns homologe Substanz ist von Meynert (Vierteljahrsschrift für Psych. 1867. Taf. IV. Fig. 10) anfangs als eine achte Schicht des Bulbus olfactorius und zwar als Ganglienzellenschicht beschrieben, von Henle (Nervenlehre, 1873. S. 342) als zweite Schicht bezeichnet. Verkennung dieser Verhältnisse hat natürlich dazu beigetragen, ein Verständniss des Bulbus olfactorius zu erschweren. In letzterer Hinsicht mag beiläufig noch Folgendes bemerkt werden. Die Hauptmasse des Bulbus selbst ist graue Gehirnsubstanz mit Pyramidenzellen; seine Körnerformation den Donders'schen Körnern (W. Krause, Med. Centralbl. 1873. S. 818) des N. opticus gleichzusetzen, insofern die Körner dem weissen Nervenplexus des Tractus olfactorius angehören. Die Rinde des Bulbus aber dürfte einem Intervertebralganglion homolog sein. Denn die von Leydig (1852) zuerst bei Selachiern gesehenen Glomeruli olfactorii sind nicht nur Aufknäuelungen der Olfactoriusfasern (Meynert, 1868), auch keine isolirten Klumpen feinkörniger Grundsubstanz (M. Schultze, 1863), noch weniger mit Querschnitten von Nervenstämmchen zu verwechseln (Henle, 1873), sondern sie bestehen vielmehr aus bipolaren von endothelialen Scheiden umgebenen Ganglienzellen, was wenigstens beim Schaf (Müller'sche Flüssigkeit, Alkohol, Carmin, Nelkenöl, Canadabalsam) gut zu sehen ist. Ihre Structur erinnert am meisten an den vorderen oder lateralen Kern der vorderen Acusticuswurzel, der ebenfalls als ein Spinalganglion aufzufassen ist. Aus der Bulbusrinde entspringen als peripherische Nervenzweige die Nn. olfactorii, um die Foramina cribrosa des Siebbeins zu passiren. Nicht der Bulbus, sondern die Glomeruli olfactorii würden mithin das Intervertebralganglion eines vordersten Schädelnerven repräsentiren, der nur eine sensible Wurzel besitzt.

Varietäten. Seit Huber (Comment. de medull. spinal. Gotting. 1741) auf zuweilen vorhandene kleine rundliche Anschwellungen am Ende des Conus medullaris aufmerksam machte, die einfach oder zu zwei übereinander vorkommen, sind solche von älteren Anatomen öfters präparirt. So sagte C. Krause (Handb. d. menschl. Anatomie. 1838. S. 830), dass der Conus zuweilen an seiner äussersten Spitze zu einem kleineren durch flache seitliche Eindrücke abgegrenzten Knötchen anschwelle. Diese Anschwellungen sind nichts Anderes als der erweiterte, für das freie Auge im frischen Zustande als rundlicher gallertiger Knopf erscheinende Ventriculus terminalis, der dabei die gleich zu erwähnende (Fig. 5) Regenschirmform seines Querschnitts durch seine ganze Länge beibehält. Bei einem 5jährigen Knaben mass die Höhlung von links nach rechts 0,8 Mm.; von vorn nach hinten 1,1 und dazu kam noch eine spaltförmige Erstreckung nach vorn in der Medianebene von 1 Mm. In anderen Fällen nähert sich bei Kindern der Centralkanal, ohne überhaupt eine makroskopisch sichtbare Anschwellung zu bilden, nach abwärts der hinteren Längsspalte und dann folgt eine kurze Strecke, auf welcher der Querschnitt die Profilansicht eines nach hinten gerichteten Regenschirmes oder Hutpilzes wiedergibt. Der Stiel ist der vordere Theil des Centralkanals; nach rückwärts geht derselbe in eine Querspalte oder queren nach hinten convexen Sinus über. Weiter abwärts verkürzt sich der nach vorn gerichtete Spalt, die vordere Begrenzungsfläche bildet eine Ebene und das Bild gleicht bei etwas geringeren absoluten Dimensionen dem beschriebenen (Fig. 5). Uebrigens wurde die Regenschirmform eine Strecke weit auch bei einem 22jährigen Mädchen angetroffen. — Im ersten Lebensjahre scheinen die absoluten Dimensionen nicht geringer zu sein, als beim Erwachsenen. Die Wandungen sind aber sehr zart, was die Untersuchung etwas erschwert. Bei einem ½jährigen Kinde war die aus Epithel, Substantia gelatinosa und Pia bestehende Hinterwand nicht dicker, als der Flächendurchmesser einer Epithelialzelle der Mundhöhle (0,06 Mm). Bei etwas älteren Kindern und bei Greisen scheint die Höhle weiter zu sein, als durchschnittlich im 20. bis 40. Lebensjahre. So fand sich an einem 76jährigen Manne die grösste Breite = 2 Mm., die grösste Tiefe (von vorn nach hinten) betrug an derselben Stelle 0,05, weiter abwärts aber 0,7 Mm. Auch kommt es bei älteren Personen vor, dass der Ventrikel in seiner ganzen Ausdehnung auf dem Querschnitt die Form zeigt, welche sonst seinen obersten Theil zu

characterisiren pflegt. Es ist nämlich die Tiefe beträchtlicher als die Breite (0,8—1,1 : 05 bei einem 38jährigen Manne) und zugleich liegt die grösste Breite oder die Dreiecksbasis an der hinteren Wand (Fig. 7). Ausnahmsweise kommt es auch vor, dass die gelatinöse Substanz am Dache eine beträchtlichere Dicke erreicht, als gewöhnlich (Fig. 1). In diesem Fall ist der Conus von hinten nach vorn dicker als von links nach rechts. Einmal wurde eine mehr rundlich-cylindrische Form des 1 Mm. weiten Ventrikels in seiner ganzen Längen-Ausdehnung beobachtet. Am oberen Ende kann sich auf Frontalschnitten ein kurzer, nach oben blind endigender und dem Centralkanal im Conus paralleler Nebengang erstrecken.

Vergleichende Anatomie. Die scheinbare Eröffnung des Centralkanals in die Fissura longitudinalis anterior bei Säugethieren erklärt sich jetzt einfach aus dem Umstande, dass das Dach des Ventriculus terminalis bei geschwänzten Thieren dicker ist, weil hier noch mehr sensible, die Haut des Schwanzes versorgende Nervenfasern vorhanden sind. Beim Menschen sind die den Hintersträngen entsprechenden Parthien der weissen Substanz am Ventrikel sehr dünn, bei den Säugethieren erscheinen sie aus dem angegebenen Grunde verhältnissmässig dicker. Die hinteren Wurzeln verlaufen nach ihrem Eintritt, wie bekannt, längs der Hinterhörner überhaupt theilweise absteigend und auch vordere Wurzelfasern biegen im Vorderhorn nach unten um. Die gallertige Anschwellung, welche der Ventrikel bei Säugethieren dem freien Auge darbietet, wurde von Remak[1]) als constant, ihre Bedeutung aber nicht erkannt.

Nicht zu verwechseln ist der Ventriculus terminalis mit dem Sinus rhomboidalis der Vögel. Letzterer liegt im Sacralmark (nicht im Conus), enthält einen geschlossenen Centralkanal und ist überhaupt nichts weiter als das enorm verdickte gallertige Bindegewebe des Septum longitudinale posterius.

Vom Frosch gibt Reissner[2]) an, dass der Centralkanal an den unteren d. h. ventralen Umfang des Rückenmarks gelange. Dasselbe fand Grimm[3]) bei der Kreuzotter. Bei Fischen sind

---

1) Arch. f. Anat. und Physiol. 1841. S. 515.

2) Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier, 1864. S. 5.

3) Arch. f. Anat. und Physiol. 1861. S. 506.

kuglige (Barbe) oder spindelförmige (Hecht) Anschwellungen[1]) am unteren Rückenmarksende von 2 Mm. Durchmesser resp. 1 Mm. Dicke und 10 Mm. Länge bekannt. Und sogar bei Amphioxus lanceolatus hat Quatrefages[2]) eine am Ende des Filum terminale gelegene Ampulle beschrieben, welche das 0,05 messende Filum um das Vierfache an Dicke übertrifft.

Es wird eine dankbare Aufgabe sein, mit Hülfe der unten mitzutheilenden Untersuchungsmethoden den Ventriculus terminalis durch die ganze Wirbelthierreihe zu verfolgen.

Entwicklungsgeschichte. Wahrscheinlich ist der Ventriculus terminalis als persistirender Rest des unteren Endes vom Sinus rhomboidalis der Säugethier-Embryonen zu betrachten. Gewöhnlich wird letzteres Gebilde ausschliesslich als Repräsentant der Lenden-Anschwellung angesehen. Nach Untersuchung menschlicher Embryonen aus dem zweiten und dritten Monate, sowie eines frischen, 82 Tage nach Beginn der letzten Menstruation abgegangenen ist dies jedoch nicht der Fall. Sogar der dreimonatliche Embryo hat zwar eine Erweiterung des Centralkanals an dieser Stelle, aber keine merkliche den Ursprüngen der Nerven für die untere Extremität entsprechende Anschwellung der nervösen Rückenmarkssubstanz selbst. Vielmehr sind die betreffenden Extremitäten und ihre Nerven nicht grösser, als die vorderen. Das Filum terminale wächst auch nicht als Hervortreibung[3]) des Sinus rhomboidalis nach unten aus, sondern sein unterstes Ende ist bei einem solchen Embryo bereits vorhanden und durch seine Anheftung an den Schwanzwirbeln fixirt. Es muss also das ganze Filum in die Länge wachsen, während der Sinus rhomboidalis sich bis auf den als Ventriculus terminalis bezeichneten Rest zurückbildet. Letzterer kann sich hydropisch erweitern und entweder jene schon von Huber gesehenen Anschwellungen bilden oder sogar die als Hydrorhachis interna cystica bezeichnete Form der Spina bifida sacralis darstellen. Ein solcher Fall scheint bereits von Hutchinson[4]) beschrieben worden zu sein.

---

1) Stilling, Neue Untersuchungen über den Bau des Rückenmarks. 1859. S. 1116.

2) Annal. des sc. natur. 3me Sér. Zool. T. IV. 1845. S. 223. Pl. XII. Fig. 1 und 2.

3) Kölliker, Entwicklungsgeschichte, 1861. S. 252.

4) New London medical journ. Bd. I. S. 338.

Hieraus würde ferner das häufigere Vorkommen von Spina bifida am unteren Ende des Rückenmarks zu deduciren sein, obgleich nicht jede derartige Geschwulst auf einer Erweiterung des Centralkanals beruht.

Historisches. Die eigenthümlichen Formen des letztgenannten Kanals in der Gegend, wo sich derselbe nach Stilling (l. c. Taf. III) beim Erwachsenen in die Fissura longitudinalis posterior öffnen sollte, erklären sich leicht aus Schrumpfung des Conusendes in stärkerer Chromsäure-Lösung und Compression in dem als Einschlussmittel von Stilling benutzten gehärteten Kalbsrückenmark. Ebenso entsteht eine T-förmige Gestalt durch Wirkung des Alkohols, den Clarke[1]) anwendete. Beide Forscher beschrieben richtig, dass sich der Centralkanal in der fraglichen Gegend beim Menschen der hinteren Längsspalte des Rückenmarks nähert. Jene Formen lassen sich aus den hier abgebildeten (Fig. 1—7) leicht ableiten und zwar aus symmetrischer Compression resp. Schrumpfung durch Wasser-Entziehung. Die früheren Untersuchungsmethoden gestatteten wahrscheinlich nicht, das Epithel des Ventrikels in unverletztem Zustande zu erhalten.

Am Conus selbst und am Ventrikel kommen seitliche Asymmetrien nicht vor — abgesehen natürlich von den Fällen, wo letzterer theilweise obliterirt ist, und dem zuweilen vorkommenden Ersatz einer seitlichen Dreieckskathete (Fig. 4) durch eine gebrochene Linie, so dass ein unregelmässiges Viereck entsteht. Die scheinbar vorhandenen Asymmetrien sind stets auf schiefe Schnittführung und namentlich auf Torsion des Rückenmarks zurückzuführen, falls bei der Erhärtung nicht dafür gesorgt wurde (s. unten, Untersuchungsmethoden), die Längsaxe des Marks eine gerade Linie bilden zu lassen.

Nach der Auffindung des Ventriculus terminalis ist auch die letzte der angenommenen Communicationen zwischen centraler Gehirn- und Rückenmarkshöhle und Subarachnoideal- resp. Arachnoidealraum (Subduralraum) als Kunstproduct dargethan, wie es mit den Foram. Bichati und Magendii schon früher geschehen war: die aus dem embryonalen Centralkanal sich entwickelnden Räume sind allseitig geschlossen. Die Höhle des Septum pellucidum aber

---

1) Philosoph. transact. 1859. Taf. XXIII. Fig. 21.

ist bekanntlich kein Theil der Centralhöhle, kein fünfter Hirnventrikel, sondern nichts weiter als ein zwischen nicht verdickten Abschnitten der medialen Wände beider Grosshirnhemisphären abgekammerter Theil, der an der Aussenfläche des embryonalen Medullarrohrs sich bildet. Demzufolge wird sie nicht von Flimmer-Epithel ausgekleidet, sondern erhält eine endotheliale Bedeckung.

Function. Das beschriebene Gebilde des menschlichen Körpers gehört zu den rudimentären Organen, wie z. B. die Vesicula prostatica, und seine Bedeutung muss innerhalb der embryonalen Entwicklungsperioden gesucht werden. Zu jener Zeit unterhalten wahrscheinlich die Cilien des Centralkanals eine Circulation der embryonalen Cerebrospinalflüssigkeit, die für den Stoffwechsel der Centralorgane wirksam sein mag, insofern nämlich die genannte Flüssigkeit Lymphe oder ein ähnliches mehr wässriges Product darstellt. So leicht die Cilien an den Epithelien des Ventriculus terminalis dargestellt werden können, wollte es bei einigen Versuchen doch nicht gelingen, sie in Bewegung zu sehen (Immersion Hartn. XI, Cerebrospinalflüssigkeit). Es ist aber sehr wohl möglich, dass die an Chromsäure-Präparaten häufig verklebten Haare, welche dem freien Zellenrande aufsitzen, später nicht mehr flimmern. Diese Cilien sind nämlich den Stäbchen und Zapfen der Retina homolog. Sie sind schon in fötaler Zeit auf dem Epithel der eingestülpten primären Augenblase vorhanden und metamorphosiren sich später in die eigenthümlichen Formen der als Sinnes-Epithel bezeichneten Stäbchenschicht. In Wahrheit aber sind erst Stäbchenschicht und äussere Körnerschicht zusammen genommen dem Epithel der primären Augenblase (und auch des Labyrinthbläschens nach Waldeyer[1]) homolog. Beide Schichten gemeinschaftlich repräsentiren das Epithel der ursprünglich vordern Wand der primären Augenblase; ihre Grenze gegen die der grauen und weissen Substanz der Centralorgane gleichwerthigen Retina-Schichten wird von den Zellen der Membrana fenestrata gebildet. Dieses Zellennetz ist neuerdings von Rivolta, Golgi und Manfredi bestätigt, auch von Schwalbe[2]) abgebildet. Homologe Bindegewebszellen werden in der Substantia gelatinosa centralis des Rückenmarks reichlich gefunden. Die Körner der äusseren Körnerschicht

---

1) Stricker's Handbuch der Gewebelehre, 1872. S. 983.

2) Handbuch der Augenheilkunde von Graefe und Saemisch. 1874. Bd. I. S. 393. Fig. 27.

entsprechen den Kernen der Epithelialzellen des Centralkanals, die langen Ausläufer der letzteren den Stäbchen- und Zapfenfasern. Gleichwie die Stäbchen- und Zapfenkörner[1]) quergestreift sich zeigen, sind die Kernkörperchen der Epithelialzellen wenigstens im Centralkanal der Wiederkäuer zu einer Säule[2]) über einander geschichtet. Die Membrana limitans externa ist einfach eine Cuticularbildung: ein von den Stäbchen resp. Zapfen perforirtes Ausscheidungsproduct der embryonalen Epithelialzellen der primitiven Augenblase und gleichwerthig dem radiär gestreiften Saum am freien Ende von Cylinder-Epithelien (z. B. des Dünndarms). Die Membrana fenestrata der Retina aber ist genetisch die zu Tage tretende Neuroglia der grauen Substanz in der Wandung der primitiven Augenblase und die Zellen jener gefensterten Membran hängen mit denjenigen des Bindegewebes der Augenblase (bindegewebige Radialfasern) zusammen. Diese Radialfasern können mithin in die äussere Körnerschicht sich nicht fortsetzen, was die directe Beobachtung bestätigt. Mit Rücksicht auf die besprochenen Homologien erscheint es folglich nicht undenkbar, dass die Cilien des Ventriculus terminalis beim Erwachsenen nicht mehr schwingen.

Was die Untersuchungsmethoden anlangt, so kam es darauf an, Sicherheit zu erlangen, dass die Form des Ventrikels sich durch die nothwendige Härtung nicht geändert habe. Als Prüfstein wurde gefordert, dass die epitheliale Auskleidung in Continuität erhalten, jede Zelle in ihrer Lage sei. Die Erfahrung hatte nämlich gelehrt, dass stärkere Verbiegungen der Innenwand unvermeidlich Verschiebungen des Epitheliallagers oder Trennungen in demselben bewirkten. Die Abwesenheit von solchen musste daher als Vorbedingung erscheinen.

Unerlässlich ist es, das Rückenmark in den ersten Stunden nach der genau bekannten Todeszeit herauszunehmen. Innerhalb der ersten zwölf Stunden konnte jedoch keine Differenz constatirt werden: das Epithel war überall in situ. Schon nach zwölf Stunden pflegt im Sommer die Erhärtung nicht mehr zu gelingen.

Die Herausnahme aus dem Wirbelkanal geschah mit jener Vorsicht, die bei Untersuchungen an den Centralorganen niemals hintangesetzt werden darf. In senkrecht stehenden Glascylindern

1) W. Krause, Membrana fenestrata der Retina. 1868. Taf. II.

2) Kölliker, Gewebelehre. 1867. Fig. 192, vom Menschen.

wurde das Sacralmark nebst Cauda equina mit unversehrter, jedoch oben und unten offener Dura aufgehängt. Das obere Ende der letzteren wurde am Kork des Gefässes befestigt; an ihr unteres Ende ein Schneidezahn oder ähnliches Ding befestigt. Lässt man den beschwerenden Körper weg, so sind in Folge des elastischen Zuges, welchen die entspannte Pia mater, A. spinalis anterior etc. ausüben, Torsionen des Filum um seine Längsaxe, Verbiegungen und davon abhängige scheinbare Asymmetrien auf dem Querschnitt unausbleiblich.

Das Glasgefäss wurde dann mit H. Müller'scher Flüssigkeit gefüllt, um die Epithelien sicher zu conserviren. Nach 24 Stunden wurde erstere mit 1procentiger Chromsäure-Lösung vertauscht, nach weiteren 24 Stunden das Filum nebst Conus isolirt nebst dem Schneidezahn darin suspendirt, und am vierten Tage die Chromsäure-Lösung gewechselt. Einige Tage später, sobald Erhärtung eingetreten war, wurde die Chromsäure mit Wasser ausgezogen, und nun mit Spiritus, sodann mit absolutem Alkohol behandelt. Unter mindestens zweimaligem Wechseln des letzteren waren jedenfalls 8 Tage seit dem Tode verstrichen.

Das abgetrocknete Präparat wurde in Paraffin eingebettet, das sehr wenig über seinen Schmelzpunkt erhitzt war, und vorher das Filum nahe unter dem Ventrikel glatt querdurchschnitten. Eine cylindrische Form wurde dem erstarrten Paraffin durch Eingiessen in eine vorbereitete Papierhülse gegeben. Unter diesen Umständen füllt sich der Centralkanal des Filum und der Ventrikel gewöhnlich mit Paraffin. Nach dem Erkalten ward der Paraffincylinder aus seiner Papierhülse ausgeschält, abgetragen, bis das Filum auf dem Querschnitt erschien und dann 24 Stunden trocken aufbewahrt.

Successive mit hohlgeschliffenem oft gewechseltem Rasirmesser angefertigte feine Querschnitte des Präparates wurden mit Benzol, Brönner'schem Fleckwasser (Frankfurt a. M.) auf dem Objectglas von Paraffin und von überschüssigem Benzol befreit. Dann kann man sie einfach mit Canadabalsam, der in gleichen Theilen Chloroform gelöst ist, bedecken. Oder der Schnitt wurde mit Carmin gefärbt, ausgewaschen, mit Alkohol, Nelkenöl oder Canadabalsam entwässert. Die Form des Ventrikels erkennt man leicht mit ganz schwachen Vergrösserungen; ob die Epithelien noch in ihrer Lage, entscheiden Immersionssysteme.

Die bekannten anderweitigen Härtungs- und Einbettungsmethoden etc. wurden sämmtlich durchprobirt und schliesslich die angegebene als die sicherste erkannt. Es würde zu weitläufig sein, hier alle Versuche aufzuführen und mögen nur folgende erwähnt werden. Einbetten des Filum in Rückenmark, das in Alkohol erhärtet war (Stilling, 1859); Bestreichen desselben mit Kautschuk in Chloroform gelöst (Bidder und Kupffer, 1857); Einbetten in Transparentseife (Flemming); Anwendung von absolutem Alkohol allein oder von concentrirterer Chromsäure; oder zuerst von verdünnterer, statt der Müller'schen Flüssigkeit; Ueberosmiumsäure; 2procentiges doppelchromsaures Ammoniak; Behandlung des carminisirten Schnittes mit Alkohol, der 25 % Essigsäure enthielt (Clarke, 1851), oder Mischung der Carminlösung mit Glycerin (Dean, 1861); Hämatoxylin, etc. etc. Obgleich für die gewöhnlichen Zwecke das Rasirmesser vollkommen ausreicht, so war es doch für die Entscheidung der Frage, ob sich der Centralkanal in die Fissura longitudinalis an irgend einer Stelle öffnet oder nicht, unumgänglich, über solche durchaus continuirliche Reihen von Querdurchschnitten zu verfügen, welche die ganze in Betracht kommende Gegend des Conus und das Filum in Segmente zerlegt enthielten. Dabei ist zu bemerken, dass es sich jedesmal um eine sehr grosse Anzahl solcher Schnitte handelte, die alle gleichmässig fein sein sollten.

Um dies zu erreichen, schien es nothwendig, ein Microtom zu benutzen, dessen Gang von der Führung durch die menschliche Hand absolut unabhängig wäre, so dass die durch eine beliebige Kraft bewirkte Drehung einer Kurbel Schnitte von bekannten Dicken lieferte. Nach dem Vorschlag von Dr. J. Rosenbach wurde zunächst eine stählerne Kreisscheibe mit Rasirmesser-scharfem Rande construirt, deren Rotation um eine senkrechte centrale Axe den Schnitt bewirken sollte. Die Idee scheiterte jedoch in der Praxis an dem Umstande, dass wenigstens die Göttinger Industrie keine Mittel besitzt, scheinbar unmerkliche Durchbiegungen nach der Fläche des schneidenden Randes beim Härten und Schleifen der Stahlscheibe zu verhüten. Die Schneide lief nicht in einer mathematischen Ebene und in Folge davon lieferte das Kreismesser lauter Schnitte, die zwar dem freien Auge sehr vollkommen, unter dem Mikroskop aber terassenförmig abgestuft erschienen.

Die maschinenmässige Schnittführung wurde daher durch folgenden Apparat (Fig. 9) erreicht. Als Grundlage diente ein ge

wöhnlicher Hand-Support, wie er in der kleinen Mechanik von jedem Mechanicus auf der Fussdrehbank gebraucht wird und wegen der fabrikmässigen Herstellung verhältnissmässig billig zu haben ist. Zwei auf einander rechtwinklig stehende Schrauben laufen in horizontaler Ebene. Die eine feinere (*f*) hat 1,3 Mm. Ganghöhe: sie dient, die Dicke der Schnitte festzustellen. Wird die zugehörige Kurbel (*F*) um 7 ° gedreht, so fällt der Schnitt 0,026 Mm. dick aus; bei 14 ° Drehung 0,05—0,06 Mm. dick u. s. w. Die Bruchtheile der Drehung sind eventuell auf einer in 50 (oder 100) Theile getheilten Scheibe, welche hinter der Kurbel befestigt werden kann, abzulesen, wobei ein Theilstrich ca. = 7 °; die Scheibe wurde in der Abbildung weggelassen. Der gröberen Schraube (*g*) wurde 3 Mm. Ganghöhe gegeben; sie führt das Präparat (*p*) an dem senkrecht feststehenden Messer (*m*) vorüber. Letzteres muss um so länger sein, je umfangreichere Schnitte angefertigt werden und je mehr durch Zug anstatt durch Druck gewirkt werden soll. Für den in Paraffin eingeschmolzenen Conus reichte das abgebildete Rasirmesser aus, dessen Klinge aus ihrem Heft genommen und mittelst des Loches, welches jede Klinge besitzt, an dem eisernen Winkelstück (*st*) befestigt wurde. Für andere Zwecke, grössere Organe etc. kann man vermöge der Schraube (*n*) z. B. 16 Cm. lange hohlgeschliffene Klingen statt des Rasirmessers anschrauben. Noch längere Klingen könnte man, wie empfohlen worden ist, nach Art eines Sägeblattes in eine Bogensäge einspannen. Durch einen Irrigator oder aus freier Hand vermag die Klinge mit Alkohol betropft zu werden, welcher von ihrem freien Ende in eine darunter gestellte Porcellanschale abfliesst. Das Präparat (*p*) befindet sich in einer messingenen Hülse, in welcher es von zwei, durch je zwei Schrauben gegen einander beweglichen metallenen Backen festgeklemmt wird. Die Hülse sitzt an einem horizontalen eisernen Stiel, der mittelst einer Klemme (*k*) so festgeschraubt wird, dass derselbe die Bewegung der Schraubenmutter (von *f*) mitmacht und so dem Messer sich nähert. Das Festschrauben geschieht durch die senkrechte Schraube (*s*) mit Hülfe eines Schraubenschlüssels. Endlich wird die eiserne Fussplatte des ganzen Microtoms[1]) durch zwei nicht abgebildete Schraubenzwingen am Tischrande fixirt; ebensowohl kann man ersteren auch senkrecht aufstellen, so dass die Messerklinge horizontal liegt.

---

1) Her Mechanikus Apel in Göttingen liefert den Apparat für 48 Thaler.

Beim Gebrauche ist die Feinheit der Schnitte selbstverständlich am meisten von der Druck- und Zugfestigkeit abhängig, die dem zu schneidenden Präparat seiner Natur nach durch die vorbereitenden Behandlungsmethoden gegeben werden kann. Daher reicht es für gewöhnliche Zwecke aus, durch Drehung die Kurbel *F* ohne Gradzählung einzustellen und dann mit der Kurbel *G* die Schnittführung zu bewirken. Letztere ist mithin nur von der Schraube *g* selbst abhängig: Maschinenarbeit verdrängt die Handarbeit.

Ueber die Dimensionen ist zu bemerken, dass der Apparat in der Abbildung etwa auf ein Drittel verkleinert ist; die Länge der Schraube (*g*) beträgt 25 Cm., die der Schraube (*f*) halb so viel. Das Winkelstück (*st*) ist mit seinem oberen Ende ein wenig von der Schraube (*f*) abwärts geneigt, so dass die der letzteren zugekehrte Fläche des benutzten Rasirmessers genau senkrecht zu stehen kommt. Die Schneide ist 7 Cm. lang, das Winkelstück 14 Cm. hoch. Die Messinghülse, in welcher das Präparat (*p*) steckt, kann mit anderen von beliebiger Form und Dimensionen vertauscht und die Schärfe des Messers vermittelst der Schraube (*n*) mehr oder weniger gegen den Horizont geneigt werden. Je mehr das Messer der Horizontalen sich nähert, um so mehr schneidet es durch Zug statt durch Druck und in der überwiegenden Benutzung der Zugwirkung liegt der Vortheil dieses Microtoms.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Fig. 1—7. Querschnitte des Ventriculus terminalis im Conus medullaris. In allen mikroskopischen Abbildungen ist die weisse Substanz dunkler gehalten, als die graue. Die hintere Fläche des Rückenmarks liegt nach der oberen Grenze der Tafel; am unteren Rande der Präparate erscheinen A. und Vn. spinales anteriores im Querschnitt. Methoden s. im Text (S. 225).

Fig. 1—3. Von einem 31jährigen Manne. Vergr. 25. Fig. 1. Etwas oberhalb des unteren Endes. Fig. 2. Aus der Mitte. Fig. 3. Etwas unterhalb des oberen Endes des Ventrikels.

Fig. 4. Von einem 21jährigen Mädchen. Carminpräparat. Vergr. 40. Aus der Mitte des Ventrikels. *W* Weisse Substanz.

Fig. 5. Von einem 5jährigen Knaben, dessen Conus dem freien Auge eine gallertige Anschwellung zeigte. Vergr. 25.

Fig. 6. Aus dem oberen Ende des Ventrikels von Fig. 4. Vergr. 25.

Fig. 7. Von einem 38jährigen Manne. Oberer Theil. Vergr. 25

Fig. 8. Unteres Ende des Conus medullaris eines 17jährigen Mädchens in natürlicher Grösse. Der Ventriculus terminalis ist durch einen Frontalschnitt an dem gehärteten Präparat seiner Länge nach geöffnet. Ansicht von hinten her. c Hintere Wurzel des N. coccygeus.

Fig. 9. Microtom; $^1/_3$ der natürlichen Grösse.

Bemerkungen über die Nerven der Dura mater.

Von

Dr. W. T. Alexander

aus Boston.

(Aus dem anatomischen Institut zu Strassburg.)

Seit den bekannten Untersuchungen von Hoyer[1]) und Cohnheim[2]) über die Nervenverbreitung in der Cornea, namentlich seit der für die Histologie so wichtigen Einführung der Goldchloridpräparate durch den Letzteren, sind in verschiedenen Geweben und Organen des thierischen Körpers feinste Nervennetze nachgewiesen worden, denen man die Bedeutung »terminaler Netze« zuschreiben muss, insofern wenigstens, als isolirte anderweite Nervenendigungen an den betreffenden Lokalitäten entweder gar nicht oder nur spärlich bislang gefunden wurden.

Man kann nicht in Abrede stellen, dass ein terminales Nervennetz für die physiologische Betrachtung immer etwas Unbequemes und Schwieriges hat; viel einfacher gestalten sich in dieser Beziehung isolirte Nervenenden mit bestimmten Endorganen, wie sie uns die specifischen Sinnesorgane darbieten. Wenn nun auch durch die Untersuchungen von Klein[3]), Chrschtschonowitsch[4]),

---

1) Ueber den Austritt von Nervenfasern in das Epithel der Hornhaut. Reicherts und Du Bois-Reymonds Archiv 1866.

2) Ueber die Endigung der sensibelen Nerven in der Hornhaut. Centralblatt für die med. Wissenschaft. Berlin 1866 und Virchow's Archiv 38. Bd.

3) On the peripheral distribution of non medullated nerve fibres. Quarterly Journ. of microsc. Scienc. October 1871.

4) Beiträge zur Kenntniss der feineren Nerven der Vaginalschleimhaut. Wiener akad. Sitzungsber. Math. naturw. Klasse. Abth. II, Februar 1871. 63. Band.

Elin[1]), Helfreich[2]), Morano[3]), Langerhans[4]), Kölliker[5]), Engelmann[6]), J. Arnold[7]), Waldeyer[8]) u. A., namentlich aller derjenigen, welche die Hornhautnerven zum Gegenstande ihrer Studien wählten, die Existenz terminaler Nervennetze unzweifelhaft sicher gestellt erscheint, so dürften doch, besonders mit Rücksicht auf die physiologischen Folgerungen und darauf, dass erst an verhältnissmässig wenigen Orten des Körpers solche Netze mit Sicherheit nachgewiesen sind, weitere Beiträge in dieser Richtung willkommen sein. Wir wählten für eine weitere Untersuchung der Art die Dura mater cerebralis und spinalis, unter anderem auch deshalb, weil über die Nerven der letzteren noch gar nichts Sicheres bekannt ist[9]), die Nerven der ersteren wenigstens noch nicht mit den so wesentlich verbesserten neueren technischen Hülfsmitteln untersucht worden sind.

---

1) Nerven der Mundschleimhaut. Dieses Archiv Bd. VII. p. 382.

2) Ueber die Nerven der Conjunctiva und Sklera. Würzburg 1870.

3) Ueber die Nerven der Conjunctiva. Archiv für Ophthalmologie Bd. XVII. Abth. II. p. 228.

4) Ueber die Nerven der menschlichen Haut. Virchow's Archiv. 44. Bd. 1868.

5) Ueber die Nervenendigungen in der Hornhaut. Würzburger naturw. Zeitschr. 1866.

6) Ueber die Hornhaut des Auges. Leipzig 1867. Dissert inaug.

7) Die Endigung der Nerven in der Bindehaut etc. Virchow's Arch. 24. Bd.

8) Artikel: Cornea. Sklera, Lider und Conjunctiva im Handbuch der Augenheilkunde von Graefe und Saemisch. 1874. Bd. I.

9) Die, so weit mir bekannt, einzige positive, aber, wie es scheint, fast vergessene Angabe über Nerven der Dura mater spinalis findet sich bei Rüdinger: »Ueber die Verbreitung des Sympathicus in der animalen Röhre. dem Rückenmark und Gehirn. München 1863.« Rüdinger beobachtete in dem unmittelbar zum Rückenmark gehörenden Theile der Dura feine, den Gefässen folgende Nervenfasern. In dem Handbuche der Anatomie von Quain-Hoffmann wird zwar, S. 1148, kurz bemerkt, dass die »harte Rückenmarkshaut solche Fäden (d. h. Nerven) von Rückenmarksnerven erhalte«; eine genauere Angabe findet sich jedoch nicht. Kölliker und Frey in ihren bekannten Lehrbüchern der Gewebelehre geben ausdrücklich an, dass in der Dura mater spinalis bis jetzt noch keine Nerven gesehen worden seien. Ebenso spricht sich Sappey, Traité d'anatomie. 2 éd. T. III. p. 24, aus.

Die trefflichen Arbeiten Fr. Arnold's[1]), Purkyne's[2]) und Luschka's[3]) lassen eine erneute Beschreibung des makroskopischen Verhaltens der Nerven der Dura mater cerebralis überflüssig erscheinen. Eine mikroskopische Untersuchung blieb aber um so mehr noch nothwendig, als unter Anderem auch Luschka l. c. sub Nr. 3 p. 50 als Ergebniss seiner Forschungen über diesen Gegenstand den Satz aufstellt: »Die harte Hirnhaut besitzt keine ihrem Gewebe eigenthümliche Nerven.« Bekanntlich lässt er die von Arnold und ihm makroskopisch nachgewiesenen Nervenfäden zu den Blutleitern verlaufen. Ein Entscheid über diese schon von A. v. Haller angeregte Frage konnte aber nur auf dem Wege einer genauen mikroskopischen Analyse gewonnen werden.

Als Untersuchungsobject diente die Dura von Hunden, Meerschweinchen, Kaninchen, Ratten, Mäusen, Tauben und Fröschen; am besten eigneten sich die kleineren Nagethiere: Ratten und Mäuse, was vor allem auf die grössere Zartheit und Durchsichtigkeit der betreffenden Membran bei diesen Thieren zurückzuführen ist. Bei ihnen lässt sich auch leicht die Dura mater durch Wegbrechen des Schädels in toto gewinnen, also in verhältnissmässig grosser Uebersichtsfläche auf dem Objectträger ausbreiten. — Die Untersuchung geschah mittelst des Goldchloridnatriums nach der von E. Klein unter Anwendung erwärmter Weinsäure vorgeschlagenen Methode An gut gelungenen Präparaten müssen bei hell gebliebenem Grundgewebe die Nerven dunkelmahagoniroth erscheinen und sich scharf bis in ihre feinsten Verzweigungen abheben. Auch die Blutgefässe treten bei dieser Behandlungsweise trefflich hervor.

Mittelst dieses Verfahrens lassen sich nun in der Dura aller der genannten Geschöpfe zweierlei Arten von Nervenfasern nachweisen, die ich kurz als Gefässnerven und eigene Nerven des Duragewebes bezeichnen will.

Die Arterien der Dura werden gewöhnlich bis in ihre nur mikroskopisch noch sichtbaren Verzweigungen hin von zwei feinen Nervenstämmchen, die parallel mit dem Gefässe verlaufen, begleitet. Je

1) Dissert. de parte cephalica nervi sympathici in homine. Heidelbergae 1826. S. a. Icones nervor. capitis edit. II.

2) J. Müller's Archiv 1845: Mikroskopisch-neurologische Beobachtungen.

3) Die Nerven in der harten Hirnhaut. Tübingen 1850. — S. a. Der Nervus spinosus des Menschen. Müllers Archiv 1853.

weiter zur Peripherie hin, desto geringer ist die Anzahl der Nervenfasern, bis endlich nur noch eine markhaltige Primitivfaser als Satellit des betreffenden Gefässes auftritt. Von diesen Fasern zweigen sich marklose Fädchen ab, welche zur Gefässwand selbst hintreten und sich an derselben verlieren; es gelang mir jedoch nicht, über die Art und Weise der Endigung ins Klare zu kommen. Mitunter umspinnen diese feinen Fäden das Gefässrohr wie mit einem dichten Geflechte.

Die eigenen Nerven der Dura gehen entweder von den stärkeren Stämmen direct ab, oder von den die Gefässe begleitenden Nerven. Am besten fand ich dieselben entwickelt an der Convexität der Dura und in der mittleren Schädelgrube. Man sieht hier von Strecke zu Strecke eine noch markhaltige Nervenfaser sich unter einem grösseren oder kleineren Winkel von dem Hauptstämmchen abzweigen, über eine grössere oder kleinere Strecke ungetheilt verlaufen, dann sich unter wiederholter Theilung in marklose Nervenfasern auffasern, welche untereinander zu einem mitunter ganz engmaschigen Netze verbunden sind. Dieses Netzwerk liegt in dem Gewebe der Dura selbst und hat mit den Gefässen nichts zu thun. Ob es sich, wie ich glaube, hier um ein ächtes Netzwerk handelt, oder um ein blosses Geflecht, konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden. Einen Zusammenhang der Nervenfädchen mit den zelligen Elementen der Dura habe ich nicht zu constatiren vermocht.

Oft erwiesen sich grössere Strecken desselben Präparats nervenfrei, während andere daneben ein gut entwickeltes Nervennetzwerk zeigten; niemals war dasselbe jedoch so dicht, wie wir es von der Cornea kennen.

Dasselbe Verhalten der Nerven fand ich in der Dura mater spinalis, und konnte somit die Angabe Rüdingers, s. o., auch durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt werden.

Ein gewisses Interesse haben die Resultate dieser Untersuchungen dadurch, als uns von der Dura mater wohl nur Druck- und Schmerzempfindungen bekannt sind; es lässt sich, da hier anderweite Nervenendigungen fehlen, überhaupt hier sehr einfache Verhältnisse vorliegen, annehmen, dass die terminalen Nervennetze vorzugsweise es sind, durch welche diese Empfindungen vermittelt werden.

Studien über die Entwickelung der Knochen und des Knochengewebes.

Von

Dr. Ludwig Stieda,

Prof. in Dorpat.

(Hierzu Tafel XIV.)

Bereits vor drei Jahren veröffentlichte ich eine Abhandlung »die Bildung des Knochengewebes«, Leipzig Engelmann 1872, in welcher ich den Nachweis zu liefern suchte, dass das Knochengewebe genetisch durchaus unabhängig vom Knorpelgewebe sei. Es waren dies die Resultate von Untersuchungen, welche mich schon lange beschäftigt und welche durch die damalige Publication einen zeitweiligen Abschluss erhalten hatten. Fortgesetzte Studien, welche ich mit besonderer Rücksicht auf einige mit meiner oben citirten Abhandlung ziemlich gleichzeitig erschienene Arbeiten anderer Autoren unternommen habe, führten mich neuerdings zu Ergebnissen, welche einer Mittheilung werth sein dürften.

1. Zur Literatur der Lehre von der Bildung der Knochengewebe.

Als Hauptresultate meiner früheren Untersuchungen stellte ich folgende Behauptungen auf:

Das Knochengewebe ist genetisch niemals vom Knorpelgewebe abzuleiten. Das Knochengewebe entsteht überall, auch in den sogenannten knorpeligen Skelettheilen, aus einem zur Gruppe der Bindesubstanzen (Stützsubstanz) gehörigen Gewebe (Osteoblasten). Das Knorpelgewebe hat nur eine provisorische Bedeutung; es atrophirt und an seine Stelle tritt das neugebildete

Knochengewebe. Ich hatte damals in der von mir gegebenen historischen Skizze darauf hingewiesen, dass, abgesehen von älteren Autoren, wie Nesbitt, die Ansicht von der genetischen Unabhängigkeit des Knochengewebes vom Knorpelgewebe der Jetztzeit insofern nicht fremd sei, als einzelne Autoren eine Unabhängigkeit der Genese des Knochengewebes wohl vermuthet, aber nirgends direct und sicher ausgesprochen hatten. — Durch eine Mittheilung Koelliker's (Dritter Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Knochen in den Verhandlungen der physikalisch-medicinischen Gesellschaft zu Würzburg 1873) ist nun dargethan, dass schon viel früher, im Jahre 1863, Christian Lovén in Stockholm in einer schwedisch veröffentlichten ausführlichen Abhandlung die genetische Unabhängigkeit des Knochengewebes vom Knorpelgewebe zu beweisen versucht hat. Die Ergebnisse der Untersuchungen Lovén's sind leider nicht in die deutschen Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie übergegangen und desshalb unbekannt geblieben. Durch Kölliker veranlasst, hat Lovén denjenigen Abschnitt seiner umfangreichen Abhandlung, welcher sich mit der Resorption des Knochengewebes beschäftigt, in's Deutsche übertragen (Verhandlungen der physik.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg N. F. Bd. IV. 1873), die übrigen Abschnitte nicht. Ich hoffe daher nichts Ueberflüssiges zu thun, wenn ich hier in Kürze die Fachgenossen auch mit demjenigen Theil der betreffenden Arbeit bekannt mache, welcher von der Entwickelung des Knochengewebes handelt.

Lovén's Abhandlung ist unter dem Titel: »Studien und Untersuchungen über das Knochengewebe mit besonderer Rücksicht auf die Entwickelung« im Medicinsk Archiv utgifvet af Lärarne vid Carolinska Institutet I. Bd., 3. Heft, Stockholm 1863 abgedruckt. Das erste Capitel (Einleitung und Geschichte) behandelt die Frage nach der Bildung des Knochengewebes historisch mit gründlicher Ausführlichkeit. Zum Schlusse spricht Lovén seine eigene Ansicht aus: die Rolle des Knorpels bei der Bildung der Knochen ist nur eine Form bestimmende, der primordiale Knorpel ist in den allermeisten Fällen gleichsam nur eine Gussform für das theils in, theils um den Knorpel abgelagerte Knochengewebe. Das zweite Capitel beschäftigt sich mit der Untersuchung der Entwickelung des hyalinen Knorpels und der Verknöcherung desselben; Lovén kommt zum Resultat, dass der Knorpel durch den Ver-

kalkungsprocess untergehe, um für ein völlig neues Gewebe, für das ächte Knochengewebe Raum zu schaffen. Die Zerstörung und die nachfolgende Resorption des verkalkten Knorpels werde dadurch eingeleitet, dass Blutgefässe von aussen aus dem periostalen Bildungsblastem in das Innere des Knochenknorpels eintreten: so komme die Bildung der primären Markräume und des foetalen Markes zu Stande. Die Frage, wo das Gewebe, welches an die Stelle des verkalkten Knorpels trete, — das foetale Mark — herstamme, ob es von aussen eindringe oder ob es an dem Platz, wo man es finde, entstehe, beantwortet Lovén folgendermassen: »Ich bin der Ansicht, dass das Mark ein Gewebe ist, welches hauptsächlich durch Invasion von aussen entsteht, dass das Gewebe theils auflösend vordringt, theils auch die Elemente des ihm in den Weg tretenden Gewebes in sich einverleibt.« Bemerkenswerth ist hierbei, dass Lovén sich doch nicht ganz von der bisherigen Ansicht der Betheiligung des Knorpelgewebes bei der Bildung des Markes befreien kann; er lässt das Mark nur hauptsächlich durch Invasion von aussen entstehen, lässt aber auch die Elemente des Knorpels dem Mark einverleibt werden. An einer andern Stelle sagt der Autor daher auch: Ich wage nicht zu verneinen, dass die Knorpelzellen nicht zur Bildung des Markes beitragen, aber ich glaube, dass die Rolle des Knorpels bei diesem Process eine viel untergeordnetere ist, als man sich im Allgemeinen vorstellt.

Dass es dem Autor aber mit der Betheiligung des Knorpels kein rechter Ernst ist, geht daraus hervor, dass er nirgends angiebt, wie er die Betheiligung sich denkt und dass er immer von der wesentlich Form bestimmenden Rolle des Knorpels spricht. Das dritte Kapitel handelt von der Bildung des ächten Knochengewebes. Das ächte Knochengewebe trete je nach der verschiedenen Lokalität verschieden auf:

1) unmittelbar oder frei in einem Bildungsblastem (intermembranöse Knochenbildung);

2) gebunden an gewisse durch das Knorpelskelet präformirte Räume (intracartilaginöse Knochenbildung).

Als zwischen diesen beiden Arten der Knochenbildung gleichsam in der Mitte stehend sei die periostale Knochenbildung aufzufassen, welche an der Oberfläche des primordialen Skelets erfolge und sich eigentlich genau so wie die intermembranöse Knochenbildung verhalte.

Aber, [fügt Lovén dann hinzu, die Ungleichheit in Betreff der Lokalität und Anordnung hat wesentlich eine organologische Bedeutung, keine histologische; das ächte Knochengewebe wird in seiner reinen und unvermischten Form überall auf gleiche Weise gebildet, so dass in dieser Hinsicht kein wesentlicher Unterschied zwischen der intracartilaginösen und intermembranösen Ossification besteht.

Die freie (intermembranöse) Knochenbildung tritt früher auf, als die intracartilaginöse; bei Menschen und bei denjenigen Säugethieren, welche eine Clavicula haben, erscheint in diesem nicht knorpelig präformirten Skelettheil das erste Knochengewebe; bei denjenigen Säugethieren dagegen, welche keine Clavicula besitzen, erscheint im Unterkiefer das erste Knochengewebe. (Ich komme weiter unten auf einige Detailangaben Lovén's in Betreff der Bildung der knöchernen Unterkiefer zurück.) Hier am Unterkiefer könne man sehr bequem die Bildung des ächten Knochengewebes, wie dasselbe netzförmig auftrete, beobachten; so wie im Unterkiefer entstehe das Knochengewebe auch in andern nicht knorpelig präformirten Skelettheilen, z. B. den platten Knochen des Hirnschädels.

Ehe der Verfasser die intracartilaginöse Knochenbildung beschreibt, erörtert er die Frage, ob zuerst die periostale Knochenbildung an der Oberfläche oder die intracartilaginöse im Innern des verkalkten Skelets beginne, d. h. welche der Bildungen früher auftrete. Er entscheidet sich endlich dahin, dass die periostale Knochenbildung früher stattfinde, als die intercartilaginöse und zwar der Art, dass zuerst der Knorpel verkalkt und dann sich eine dünne Knochenlamelle bildet, welche den verkalkten Knorpel einschliesst; dabei wird hervorgehoben, dass diese erste Knochenlamelle eine vollständige Scheide ist, welche nicht durchbrochen ist, wodurch der eingeschlossene verkalkte Knorpel völlig von den ausserhalb der Knochenscheide befindlichen Blastem-Zellen des Periosts getrennt ist, Lovén nennt die Scheide die primäre Periostlamelle; auf diese lagere sich dann allmälig die neugebildete Knochensubstanz auf. Beim Weiterwachsthum schreitet die Scheide längs der Diaphyse allmälig vor; man findet dabei, dass die Lamelle sich stets nur wenig über die innere Knorpel-Verkalkung hinaus erstrecke.

Was endlich die intracartilaginöse Knochenbildung betrifft, so ist derselben eine Zerstörung des verkalkten primordialen Knorpels durch das von aussen, vom periostalen Blastem, eingedrungene ge-

fässreiche Bindegewebe vorausgegangen. Wie aber dringen die Blutgefässe ein, da doch eine feste Scheide das Periost vom Knorpel trenne? Es sind zwei Möglichkeiten vorhanden, einerseits könnten bei fortgesetztem Wachsthum der Periostlamelle einige Stellen offen bleiben, und dadurch würde den Blutgefässen der Weg gewiesen, andrerseits aber könnten die Blutgefässe durch Resorption des schon gebildeten Knochengewebes sich einen Weg bahnen. Lovén entscheidet sich (mit Recht) für den letzten Modus, weil er in viel späteren Perioden in der Scheide Oeffnungen gefunden hat, welche deutliche Zeichen trugen, dass sie durch Resorption entstanden seien. — Dies gilt jedoch nur für die langen Röhrenknochen. — Hiermit ist aber keineswegs gesagt, dass bei allen Knochen die Bildung einer periostalen Scheide dem Eindringen von Blutgefässen vorangehe; vielmehr bieten die kurzen Knochen ein Beispiel vom Gegentheil; die Wirbel sind schon von Blutgefässe führenden Kanälen durchzogen, ehe noch eine Spur von Knochengewebe an der Oberfläche zu bemerken ist, ja ehe noch eine Verkalkung des Knorpels eingetreten ist. — Sobald nun das gefässreiche Bindegewebe in die durch Schwund des Knorpels hervorgerufenen Markräume eintritt, so findet eine Absetzung von Knochengewebe an den Wänden jener Räume statt.

Im weitern Verlauf erörtert Lovén die Ansichten derjenigen Autoren, welche einen directen Uebergang der Knorpelzellen in Knochenkörperchen behauptet haben und bestreitet die Angaben derselben. Zum Beweis für die von ihm behauptete genetische Unabhängigkeit des neugebildeten Knochengewebes vom Knorpelgewebe führt er die Leichtigkeit an, mit welcher beide Gewebe von einander getrennt werden können. An einem mit Chromsäure oder Salzsäure behandelten Röhrenknochen kann man nämlich durch vorsichtiges Ziehen — am besten unter Wasser — den Knorpel leicht von dem hineingewachsenen Knochen trennen; die Oberfläche des Knochens ist dann mit einer Unzahl langgestreckter Papillen bedeckt, welche bei Betrachtung mit dem unbewaffneten Auge an die Zotten der Darmschleimhaut erinnern.

Lovén fasst dann die Resultate seiner mit der Bildung des Knochengewebes sich beschäftigenden Untersuchungen folgendermassen zusammen: Aus einem Blastem, welches zahlreiche dicht aneinander gedrängte, durch Proliferation der Bildungszellen des Markgewebes oder des foetalen Bindegewebes gebildete Elemente

zusammensetzen, schiesst eine hyaline, eigenthümlich glänzende resistente Zwischensubstanz an; dies geschieht in einer durch die Lokalität bedingten ungleichen Form — entweder als ein mehr oder minder weitläufiges Netzwerk zwischen den Zellen (z. B. Unterkiefer — intermembranöse Verknöcherung) oder als netzförmig durchbrochene Lamelle (bei der periostalen und weniger deutlich bei der intracartilaginösen Ossification).

Zum Schluss dieses Kapitels beschreibt Lovén die Structur des ausgebildeten Knochengewebes, der Knochenkörperchen, der Lacunen, ihren Ausläufern und der Grundsubstanz. Hierüber zu berichten, finde ich hier keine Veranlassung; nur in Betreff der Umwandlung der Bildungszellen in Knochengewebe hebe ich hervor, dass Lovén die Grundsubstanz durch Auftreten einer hyalinen Zwischensubstanz zwischen den Zellen entstehen lässt, nicht durch Metamorphose des Zellenprotoplasmas.

Das letzte Kapitel bespricht die normale Resorption des Knochengewebes; da dasselbe, wie ich oben schon bemerkte, in deutscher Sprache in den Verhandlungen der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg 1873 abgedruckt ist, so ist ein Referat hier überflüssig.

An den Bericht über die schwedische Abhandlung knüpfe ich einen kurzen Auszug aus einer russischen Arbeit, welche sich gleichfalls mit der Entwickelung des Knochengewebes beschäftigt: Gregory Uranossow, Beiträge zur Lehre von der Entwickelung des Knochengewebes aus Knorpel. Moskau 1872; 66 Seiten, 3 Tafeln; 8°. (Dissertatio inauguralis pro gradu doctoris.)

Uranossow schickt seinen unter Professor Babuchin's Leitung angestellten Untersuchungen eine ausführliche historische Einleitung voraus; die einschlägige Literatur ist bis auf die neueste Zeit berücksichtigt worden, nur Lovén's Mittheilungen sind dem Verfasser unbekannt geblieben. Uranossow untersuchte Embryonen von Hühnern, Säugethieren und vom Menschen; bei der Darstellung seiner Ergebnisse geht er aus von der Betrachtung des Verknöcherungsrandes der Diaphyse eines Röhrenknochens. Er constatirt dabei vor Allem, dass die in das Knochenmark hineinragenden Knorpelzellen keine Spur von Theilung oder Vermehrung zeigen, und zieht daraus den Schluss, dass die Bildung der Markzellen aus Knorpelzellen höchst zweifelhaft sei. Die Frage, woher denn bei der Verknöcherung die Zellenmassen und die darin enthaltenen Blut-

gefässe stammen, beantwortet der Verfasser auf Grund seiner insbesondere an Röhrenknochen vorgenommenen Untersuchungen (an Embryonen vom Menschen, Schwein, Hund und auch Huhn) in folgender Weise: An Röhrenknochen bildet sich zwischen dem Knorpel und dem Perichondrium eine besondere Schicht (Billroth's Cambium); in dieser entwickelt sich an der dem Knorpel zugekehrten Seite eine Lage Osteoblasten, und letztere verwandelt sich in eine wirkliche Knochenschichte, welche wie ein Futteral den Knorpel einschliesst. Anfangs sei die erste Knochenschicht mitunter nicht ganz vollständig; es sei sowohl auf Quer- als auf Längsschnitten nur an einer Seite die Gegenwart derselben erkennbar. Während sich nun auf der ersten Schichte neue Knochenmassen ablagern und dazwischen Markräume bildeten, geht mit dem eingeschlossenen Knorpel (abgesehen von der bei Hühnern fehlenden Kalkablagerung) eine Veränderung vor sich, welche man nur als regressive Metamorphose deuten könne; die Knorpelzellen werden aufgesogen und verschwinden, und in den dadurch zu Stande gekommenen Raum dringen von aussen Blutgefässe und Zellenmassen, welche letzteren unmittelbar mit den Zellenmassen der Markhöhlen der periostalen Rinde in Zusammenhang sind, d. h. von ihnen abstammen. Aus diesen von aussen eingedrungenen Zellen (Osteoblasten) entwickele sich nun das Knochengewebe. Der Knorpel und dessen zellige Elemente seien bei der Bildung des Knochengewebes nicht betheiligt; der Knorpel spiele eine passive Rolle, indem er durch Atrophie dem sich entwickelnden Knochengewebe Platz mache.

Lovén einerseits und Uranossow andrerseits stimmen in den Endresultaten ihrer Forschungen sowohl mit einander als auch mit mir überein, und da neuerdings auch Kölliker (Dritter Beitrag zur Lehre von der Entwickelung der Knochen, Würzburger Verlagshandlung 1873) die Richtigkeit der Ansicht von der genetischen Unabhängigkeit des Knochengewebes vom Knorpel anerkannt hat, so dürfte man hoffen, dass diese Ansicht bald allgemein zur Geltung kommen würde.

Um so auffallender ist es daher, dass in einer ziemlich gleichzeitig mit Uranossow's und meiner zur Veröffentlichung gelangten Mittheilung ein Autor (Strelzoff) zu ziemlich entgegengesetzten Resultaten — nach einer Richtung wenigstens — gekommen ist. Strelzoff arbeitete in Zürich bei Eberth und hat seine Unter-

suchungen sowohl in einigen vorläufigen Mittheilungen (Medicinisches Centralblatt 1872, Nr. 29, und 1873 Nr. 18), als auch in einer ausführlichen Abhandlung (Ueber die Histogenese der Knochen in den Untersuchungen aus dem pathologischen Institut zu Zürich, I. Heft, Leipzig, Engelmann 1873) niedergelegt.

Gegenüber der von Lovén, Uranossow, Kölliker und mir behaupteten einheitlichen Entstehung des Knochengewebes, ohne Betheiligung des Knorpelgewebes, stellt Strelzoff folgende Sätze auf:

Die Bildung des Knochengewebes geht nicht überall auf gleiche Weise vor sich. — Es giebt zwei Typen der Ossification: einen neoplastischen und einen metaplastischen. Der neoplastische Ossificationstypus erscheint in zwei Formen, als perichondraler und endochondraler. Mit dem Ausdruck »perichondrale Ossification« bezeichnet Strelzoff die Bildung des Knochengewebes durch Vermittelung des Perichondriums oder des Periostes; hier bietet Strelzoff nichts Neues als einen anderen Namen. Unter endochondralem Ossificationstypus versteht Strelzoff die sogenannte intracartilaginöse Knochenbildung; hier kommt er zu Resultaten, welche in erfreulicher Weise mit denen Lovén's, Uranossow's, Kölliker's und meinen eigenen übereinstimmen. Strelzoff erklärt sich für einen völligen Untergang der Knorpelzellen und für die Ableitung oder Abstammung der Bildungszellen des Knochengewebes (Osteoblasten) vom Perichondrium oder Periosteum. Der metaplastische Ossificationstypus tritt ebenfalls in zwei Formen auf: als cartilaginöser und als bindegewebiger. Bei der cartilaginösen Ossification geht das Knorpelgewebe direct in Knochengewebe über, die Knorpelzellen verwandeln sich in die Knochenkörperchen. Die bindegewebige Ossification, die directe Verwandlung von Bindegewebe in Knochen käme normal bei Säugethieren nicht vor.

Durch diese »cartilaginöse metaplastische Ossification« Strelzoff's wird der allgemeine Satz von der Unabhängigkeit des Knochengewebes vom Knorpelgewebe in genetischer Beziehung — wiederum bedeutend eingeschränkt. — Ob die Einschränkung richtig ist, das soll weiter untersucht werden.

Es haben in der neuesten Zeit noch einige Autoren sich abermals für eine Abstammung des Knochengewebes vom Knorpelgewebe

ausgesprochen, nämlich Brunn und Klebs. (Brunn, Beiträge zur Ossificationslehre, Reichert's Archiv, Jahrgang 1874, pag. 1, und Klebs, Beobachtungen und Versuche über Cretinismus, im Archiv für experim. Pathologie, II. Bd. p. 425.) Beide Autoren nehmen im Wesentlichen den Standpunkt H. Müller's ein und bringen meiner Ansicht nach keine neuen Gründe zur Aufrechterhaltung der alten Lehre. Da ich bereits an einem andern Orte alles gesagt habe, was ich gegen eine Abstammung der Knochenkörperchen vom Knorpelgewebe im Sinne H. Müller's zu sagen wusste, so finde ich keine Veranlassung, mich darüber auszulassen.

Anders muss ich mich zu der Behauptung Strelzoff's, dass normaler Weise ein directer Uebergang von Knorpelgewebe in Knochengewebe, eine directe Verwandlung von Knorpelzellen in Knochenkörperchen stattfände, verhalten. Strelzoff nämlich gibt an, dass diese Verwandlung am Unterkiefer und der Spina scapulae von ihm beobachtet sei und widerspricht damit denjenigen Angaben, welche bisher über die Verknöcherung der in Rede stehenden Skelettheile bekannt waren. Hierin lag für mich ein Grund, die Entwickelung des knöchernen Unterkiefers und der Scapula einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen.

Auf den nachfolgenden Blättern theile ich die Resultate meiner Untersuchungen und Beobachtungen mit; ich werde daraus, wie ich gleich im Voraus bemerke, den Schluss ziehen, dass ein metaplastischer Ossificationstypus im Sinne Strelzoff's, eine directe Umwandlung des Knorpels in Knochen nicht existirt, dass vielmehr im Unterkiefer, wie in der Spina scapulae der Säugethiere die Bildung des Knochengewebes ebenso vor sich geht, wie in andern Skelettheilen.

2. Die Bildung des knöchernen Unterkiefers bei Säugethieren.

Es würde hier zu weit führen, wollte ich über alle früheren Arbeiten ausführlich referiren. Jedoch darf ich sie nicht ganz mit Stillschweigen übergehen, da dieselben zur Orientirung in Betreff gewisser streitiger Fragen nothwendig sind. Ich will es versuchen, möglichst kurz zu sein.

Alle Autoren, welche bisher die Bildung des Unterkiefers untersucht haben (Reichert Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere, in Müller's Archiv 1837 p. 120. Kölliker Entwickelungsgeschichte

des Menschen, Leipzig 1861, p. 271. Magitot et Robin, Mem. sur un organ transitoire de la vie foetale designé sous le nom de Cartilage de Meckel in Annales des Sciences naturelles IVe serie Zoologie Tome XVIII 1862 pag. 213. Bruch Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Knochengewebes 1855 p. 153. Lovén l. c. Semmer Untersuchungen über die Entwickelung des Meckel'schen Knorpels. Dorpat 1862 u. s. w.), stimmen darin überein, dass der knöcherne Unterkiefer der Säugethiere unabhängig vom Meckel'schen Knorpel entstehe. Im Einzelnen weichen die Angaben der Autoren über das Verhalten des Meckel'schen Knorpels zum Unterkiefer von einander ab, indem einige Autoren von einer völligen Atrophie des Knorpels reden, andere dagegen den Knorpel ossificiren und nachträglich in den Bestand des knöchernen Unterkiefers eintreten lassen. Seit den Arbeiten Kölliker's hat man die Beziehung des Unterkiefers zum Meckel'schen Knorpel der Art aufgefasst, dass man sagt: der Unterkiefer ist nicht knorpelig präformirt, sondern ist ein Deckknochen oder Belegknochen, d. h. der Unterkiefer verhält sich so zum Meckel'schen Knorpel, wie die platten Schädelknochen zum knorpeligen Primordialcranium (vergl. Kölliker Entwickelungsgeschichte p. 217). Weitere Forschungen ergaben, dass der Unterkiefer sich nicht ganz wie die Deckknochen verhalte, indem im Laufe der Entwickelung auch Knorpelgewebe auftritt, was bei den platten Schädelknochen nie der Fall ist. Reichert (l. c.) macht die Angabe, dass nach Beendigung des Wachsthums der Processus condyloideus sich überknorpele; nach Kölliker, Lovén und Gegenbaur zeigen sich an einigen Stellen des Unterkiefers Knorpelmassen, welche später verknöchern. Gegenbaur (Jenaische Zeitschrift Band III, Leipzig 1867, pag. 304—306) hat sich sogar veranlasst gesehen, in Folge des Auftretens von Knorpel im Unterkiefer — den Unterkiefer und das Schlüsselbein zu einer besondern zwischen secundären und primären Knochen stehenden Kategorie zusammenzufassen. Abgesehen von den im Detail vielfach von einander abweichenden Mittheilungen der genannten Autoren darf als sicher gelten, dass der ursprünglich »intermembranös« angelegte knöcherne Unterkiefer bei seiner Weiterentwickelung auch Knorpelbestandtheile zeige.

Hiervon weichen die Resultate Strelzoff's weit ab. Nach ihm (l. c. p. 46) ist es »höchst wahrscheinlich, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt ist«; hier am

Unterkiefer finde normal eine direkte Knorpelverknöcherung statt.« — Der Gegensatz zwischen der bisher geläufigen Ansicht und der Strelzoff's in Betreff der Bildung des Unterkiefers ist gross. Hatte man früher den Unterkiefer als Typus der Bildung eines Knochens auf intermembranöser Grundlage aufgeführt und die Betheiligung des Knorpelgewebes als unbedeutend bezeichnet, so soll nun nach Strelzoff der Unterkiefer knorpelig präformirt sein und der Knorpel sich direct in Knochen verwandeln.

Eine erneute Untersuchung der Entwickelung des knöchernen Unterkiefers hat auf folgende Fragen Rücksicht zu nehmen:

1) Wie ist das Verhalten des Meckel'schen Knorpels zum knöchernen Unterkiefer?

2) In wie weit ist das Knorpelgewebe bei der Anlage des Unterkiefers betheiligt?

3) Gehen die Knorpelbestandtheile des Unterkiefers wirklich direct in Knochengewebe über?

Ich untersuchte die Bildung des Unterkiefers nur an Säugethier-Embryonen (Katze, Maus, Kaninchen, Schwein), weil menschliche Embryonen mir leider nicht zu Gebote standen. Die Untersuchungen wurden meist so angestellt, dass ich die gehörig gehärteten und meist auch mit Carmin gefärbten Embryonen in Serien von Schnitten zerlegte. Ich schnitt hauptsächlich in zwei Richtungen: quer zur Längsaxe des Kopfes, wodurch der Unterkiefer ebenfalls quer getroffen wurde, oder der Länge nach, so dass die Schnittrichtung mit der Längsaxe des Kopfes zusammenfiel und der Unterkiefer in seiner Längenausdehnung getroffen wurde. Bei grössern Embryonen, welche in toto nicht in Carmin gefärbt werden konnten, wandte ich mit Erfolg die Färbung der einzelnen Schnitte mit Hämatoxylin an. Dass ich, so weit es nöthig war, auch die anatomische Präparation und die Lupe zu Hülfe nahm, ist selbstverständlich.

a. Untersuchungen an Katzen-Embryonen.

Die jüngsten Embryonen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, besassen eine Länge von 2 Centimeter. Der Meckel'sche Knorpel war beiderseits deutlich zu erkennen, jedoch waren die Endstücke vorn nicht mit einander verschmolzen, sondern noch getrennt. Es zeigte sich jedoch bereits die erste knöcherne Anlage des Unterkiefers. Die knöcherne Anlage erschien als eine dünne Lamelle, welche in einiger Entfernung lateral vom Meckel'schen

Knorpel sich befand; entsprechend der geringen Ausdehnung des ganzen Unterkiefers hatte die Lamelle nur eine sehr geringe Höhe und hörte hinten eine Strecke vor dem hinteren Ende des Meckel'schen Knorpels auf. Die Lamelle zeigte nur eine einzige Reihe Knochenkörperchen, an welche sich eine Reihe Osteoblasten nebst allmäligen Uebergängen zu den Zellen des angrenzenden Bildungsgewebes anlehnte.

In dem nächstfolgenden Stadium, welches mir vorlag, hatte der Embryo eine Länge von 4,5 Cent., der Kopf allein eine Länge von 1,5 Centimeter. — Die beiden Meckel'schen Knorpel sind in der Mittellinie zu einer unpaarigen kegelförmigen Masse (Fig. 2 d') verschmolzen. Ausser der bereits im ersten Stadium bemerkbaren Knochenlamelle, welche sich jetzt bedeutend vergrössert hat (Fig. 1a), ist noch eine zweite (Fig. 1b) sichtbar; die zweite liegt zwischen der ersten Lamelle und dem Meckel'schen Knorpel (Fig. 1d), dem letzteren nahe an. Ich werde in Zukunft die dem Meckel'schen Knorpel anliegende Lamelle die mediale, die weiter entfernte die laterale nennen. Die laterale ist, wie bemerkt, die ältere, die mediale die jüngere. Die mediale Lamelle ist bedeutend kürzer als die laterale, welche namentlich hinten eine grosse Strecke die mediale überragt. Beide Lamellen gehen an ihren unteren Rändern in einander über, so dass der knöcherne Unterkiefer die Gestalt einer nach oben geöffneten Rinne oder eines Halbkanals hat. In den Halbkanal ragen von oben her die ersten Zahnkeime (Fig. 1 u. 2c) hinein, zwischen den letzteren und dem Boden der Rinne erscheinen die Blutgefässe und Nerven. Die laterale Lamelle lässt in dem sie umgebenden Bildungsgewebe hinten bereits die erste bindegewebige Anlage des Proc. condyloideus (Fig. 2 ff) und des Angulus maxillae erkennen.

Bei einem nur etwas älteren Embryo (Länge des Körpers 5,5 Ct., Länge des Kopfes 2 Ct.) sind sehr wesentliche und bemerkenswerthe Veränderungen eingetreten: der Meckel'sche Knorpel beginnt zu atrophiren und in der lateralen Lamelle erscheinen zwei deutliche Knorpelmassen (Knorpelkerne), einer im Angulus und einer im Proc. condyloideus des Unterkiefers. Ich muss etwas näher auf dieses Stadium eingehen. Der knöcherne Unterkiefer lässt noch wie früher die beiden Lamellen erkennen, jedoch ist der Abstand zwischen beiden viel grösser als früher und zugleich hat die Masse des Knochens durch Wachsthum von aussen her sich

vermehrt. In der nach oben offenen Rinne des einen Halbkanal bildenden Unterkiefers liegen die in der Entwickelung schon bedeutend vorgeschrittenen Zahnkeime. An der den Zahnkeimen zugekehrten Fläche des knöchernen Halbkanals zeigen sich zahlreiche Ostoklasten (im Sinne Kölliker's) als Beweis der hier stetig stattfindenden Resorption des alten Knochengewebes, während von aussen her an die bereits gebildete Knochenmasse neues Knochengewebe sich angelagert hat. Die medianwärts zunehmende, d. h. also dicker werdende mediale Lamelle tritt dabei direkt an den Meckel'schen Knorpel heran und da derselbe der weitern Ausbreitung des Knochengewebes im Wege ist, so wird er zur Atrophie gebracht. — Da der Schwund des Meckel'schen Knorpels in Folge des Zusammenstossens mit der medialen Knochenlamelle nicht in der ganzen Länge desselben auf ein Mal erfolgt, sondern allmälig von der Mitte aus nach vorn (später auch nach hinten) rückt, so hat man Gelegenheit, an einem und demselben embryonalen Stadium an einer Serie hinter einander folgender Querschnitte die verschiedenen Stufen der Atrophie des Knorpels zu beobachten. Ich könnte mich hierüber kurz dahin äussern, dass die Atrophie des Meckelschen Knorpels genau ebenso erfolge, wie die Atrophie des Knorpels in den sogenannten knorpelig präformirten Skelettheilen. Allein da vielfach die Autoren von einem Schwund des Meckelschen Knorpels **oder** von einer Verknöcherung desselben gesprochen haben, ohne Angaben über die Art und Weise des Schwundes zu machen, so empfiehlt es sich, den Vorgang der Atrophie etwas näher zu beschreiben.

An der Stelle, wo das Knochengewebe an das Gewebe des Meckel'schen Knorpels stösst, treten die Erscheinungen der Atrophie nicht sogleich in der ganzen Dicke des Knorpels auf, sondern schreiten allmälig von der Seite her vor. Dort, wo wirkliches Knochengewebe dem Knorpelgewebe anliegt (Fig. 5a), beginnt vor Allem eine Ablagerung von Kalkkrümeln in der Grundsubstanz des Knorpels (Verkalkung) (Fig. 5d), während zugleich die Knorpelzellen grösser und durchsichtiger werden, sich aufblähen, kurz, diejenigen Veränderungen erleiden, welche einem endlichen Zerfall der Zellen vorausgehen. Während dieser Veränderungen im lateralen Theil des Knorpels ist der mediale Theil noch gut erhalten und man sieht alle die gewöhnlichen Uebergänge zwischen den unveränderten Knorpelzellen (Fig. 5e) und den veränderten, welche der

regressiven Metamorphose anheimfallen. — Im weiteren Verlauf der Entwickelung (vergl. Fig. 3, 4 u. 5) wird dann durch Hülfe von Osteoklasten die Knochenrinde, welche dem Knorpel anlag, zerstört (Fig. 5b) und dadurch dem von aussen anrückenden jungen Bildungsgewebe (Markgewebe) mit Blutgefässen der Zugang zum Knorpelgewebe eröffnet. Während die aufgeblähten Knorpelzellen endlich der Resorption verfallen und somit verschwinden und nur die dünnen Balken der Grundsubstanz noch eine Zeit lang stehen bleiben, wird der dadurch frei gewordene Raum durch das hineingewucherte Bildungsgewebe eingenommen (Fig. 3 u. 4c). Durch Vermittelung des jungen Bildungs- oder Markgewebes entsteht dann an der Stelle der früheren Meckel'schen Knorpel Knochengewebe, welches anfangs wegen der hie und da noch stehenden Knorpelgrundsubstanz ein anderes Aussehen hat, als das umgebende Knochengewebe.

In Betreff der auftretenden Knorpelkerne habe ich folgendes zu bemerken: der eine Knorpelkern entspricht dem Winkel, der andere dem Gelenkfortsatz des Unterkiefers. Beide nicht sehr beträchtliche Knorpelmassen sind zum Theil durch Bindegewebe, zum Theil durch Knochengewebe von einander getrennt und stehen mit dem Meckel'schen Knorpel in keinem Zusammenhang. Besonders hervorzuheben ist, dass beide Knorpelkerne nach einer Richtung hin, der obere Kern besonders nach oben, der untere nach hinten und unten nicht scharf vom anliegenden Bildungsgewebe sich abgrenzen lassen; es zeigen sich hier vielmehr allmälige Uebergänge der Knorpelzellen zu den anliegenden indifferenten Bindegewebezellen. Ich fasse dies als ein Zeichen des noch immerfort währenden Wachsthums des Knorpels auf. Dort, wo das Gewebe der Knorpelkerne dagegen an das schon gebildete Knochengewebe stösst, da zeigt das Knorpelgewebe die Erscheinungen der Atrophie. Das sich am Proc. condyl. hier wie auf späteren Stufen der Entwickelung darbietende Bild gleicht genau dem bekannten Bild des sogenannten Verknöcherungsrandes an der Diaphyse eines Röhrenknochens. Dies Bild hat die Autoren zu der Ueberzeugung geführt, hier wachse der Unterkiefer durch »Ossificirung« des Knorpels. Ich deute das Bild so, dass der fortwachsende Knorpel immerfort durch das nachrückende Knochengewebe zum Schwund gebracht wird. — Veränderungen an den Knorpelzellen, welche auf eine directe Verwandlung derselben in Knochenzellen sich beziehen liessen, habe ich nirgends beobachtet.

Die Embryonen des ältesten Entwickelungsstadiums, welche ich untersuchte, hatten eine Körperlänge von 8, eine Kopflänge von 3 Centimeter. Der Meckel'sche Knorpel hat an Grösse zugenommen; der vordere und hintere Theil ist noch unverändert. In der Mitte ist er breit, völlig geschwunden, und neugebildetes Knochengewebe ist an seine Stelle getreten, wie bereits oben bemerkt. Durch seine charakteristische Anordnung kenntlich, lässt das Knochengewebe leicht den früheren Platz des Meckel'schen Knorpels auffinden. In gewissen Entfernungen davon nach hinten und vorn trifft man auf Ansichten des Knorpels, wie ich dieselbe schon früher schilderte. In Figur 4 ist ein solches Stadium des Meckel'schen Knorpels abgebildet; man ersieht hier auch die bedeutende Zunahme, welche der knöcherne Unterkiefer bereits erlangt hat. — Die Knorpelkerne im Angulus und im Processus condyloideus sind auch bedeutend gewachsen; sie zeigen wie im früheren Stadium nach der einen Richtung die Zeichen des Wachsthums, nach der andern die Zeichen der Atrophie in Folge des nachrückenden Knochengewebes. Das Doppelgelenk zwischen dem Gelenkkopf des Unterkiefers und der Schädelbasis ist bereits angelegt: der Knorpelkern des Processus condyloideus reicht aber mit seinem knorpeligen Gewebe nicht bis an die Oberfläche des Gelenks, d. h. der Gelenkkopf ist nicht überknorpelt. Zwischen dem Knorpelkern des Gelenkfortsatzes und der Oberfläche des Gelenkkopfes liegt eine mehrfache Schicht spindelförmiger, kernhartiger Zellen, welche den Zellen des Perichondriums gleichen; zwischen ihnen und den Knorpelzellen existiren Uebergangsformen. Die entsprechende Gelenkfläche des Schläfenbeins, sowie der Meniscus lassen auch kein Knorpelgewebe, sondern ebenfalls spindelförmige Bindegewebszellen erkennen.

b. Untersuchungen an Mäuse-Embryonen.

Mir standen 3 verschiedene Entwickelungsstadien zu Gebote. An dem jüngsten Embryo (Länge des Körpers 1 Centim., des Kopfes 0,5 Centim.) war von einer knöchernen Anlage des Unterkiefers keine Spur; dagegen war der Meckel'sche Knorpel schon unzweifelhaft zu unterscheiden; knorpelige Skelettheile waren im Uebrigen wenig erkennbar.

Bei den Embryonen der folgenden Stufe (Länge des Körpers 1,3, des Kopfes 0,7 Centimeter) fand ich den Unterkiefer schon in allen seinen Theilen angelegt, während der Meckel'sche Knorpel

völlig ausgebildet, aber durchaus intact war. Jeder Meckel'sche Knorpel stellt sich dar als ein langer nahezu cylindrischer Strang, welcher von dem noch knorpeligen Hammerkopf nach vorn ragt. In der Mittelebene treffen die beiden Knorpel zusammen und bilden ein unpaariges knopfförmiges Mittelstück (Fig. 6). Seitlich vom Meckel'schen Knorpel befinden sich zwei Knochenlamellen, welche ich, wie bei der Katze, als mediale und laterale unterscheide. Vorn ist nur die mediale vorhanden, wo sie sich unter den Meckel-schen Knorpel lagert; weiter nach hinten umfasst sie den Knorpel von der lateralen Seite her; der Querschnitt der Lamelle ist halbmondförmig. Die laterale Knochenlamelle ist ebenfalls gekrümmt, sie beginnt etwas hinter dem vordern Anfang der medialen, ragt aber hinten weit über das hintere Ende der medialen Lamelle hinaus. Zwischen beiden unten mit einander zusammenhängenden Lamellen liegen die Zahnkeime, sowie die Blutgefässe und Nerven. Die laterale Lamelle besitzt sowohl im Winkel, als im Gelenkfortsatz einen verhältnissmässig nicht kleinen Knorpelkern. Beide Kerne stehen weder unter einander, noch mit dem Meckel'schen Knorpel in Beziehung, sondern sind durch Knochengewebe getrennt. Das Knorpelgewebe zeigt bereits die deutlichen Kennzeichen der beginnenden Atrophie.

Bei den Embryonen des dritten und ältesten Stadiums betrug die Körperlänge 1,8, die Kopflänge 0,9 Centimeter. Der Meckel'sche Knorpel ist bedeutend gewachsen, jedoch nicht mehr unversehrt. Das Wachsthum ist besonders vorn bemerkbar, indem das unpaarige Mittelstück zu einer beträchtlichen nach unten geöffneten Halbrinne geworden ist. Eine kleine Strecke nach hinten beginnt der Meckel'sche Knorpel zu atrophiren (Fig. 8); dann ist er eine kurze Strecke ganz verschwunden und ist erst hinten unverändert sichtbar. Das Knochengewebe hat sich sehr bedeutend vermehrt; auf Querschnitten erscheint es als ein grossmaschiges Netz (Fig. 7b) auf horizontalen Schnitten als Längsstreifen. Die mediale Lamelle, welche bereits bei den Embryonen der vorangehenden Stufe dem Meckel'schen Knorpel in einer gewissen Ausdehnung direct anlag, bringt ihn hier zum Theil zum Schwunde, zum Theil ist sie schon an die Stelle des resorbirten Knorpels getreten. Man findet hier bei Durchmusterung einer Schnittserie von vorn nach hinten alle Stadien der Atrophie des Meckel'schen Knorpels, bis sich endlich statt des Knorpels ausgebildetes Knochengewebe zeigt. Dort, wo die mediale

Knochenlamelle den Knorpel zum Schwund bringen will, hat sie ihn erst ganz eingeschlossen (Fig. 7d); es bietet sich somit hier auf Querschnitten ein anderes Bild als bei der Katze. Da mit dem Wachsthum des knöchernen Unterkiefers auch die Zahnkeime im Wachsen fortschreiten, so beobachtet man an den einander zugekehrten Flächen der beiden Knochenlamellen die deutlichen Zeichen der hier stattfindenden Resorption des Knochengewebes. Es ist hier der Ort, wo man bequemer und leichter als anderwo Ostoklasten in grosser Menge anzutreffen vermag. — Im Winkel und im Gelenkfortsatz des Unterkiefers sind die schon früher erwähnten Knorpelkerne deutlich wahrzunehmen. Der eigentliche Gelenkkopf besteht aus Bindegewebe; Knorpelgewebe ist noch nicht erkennbar.

c. Untersuchungen an Kaninchen-Embryonen.

Leider hatte ich nur ein einziges Stadium zu untersuchen Gelegenheit. Die Embryonen hatten eine Körperlänge von 8, eine Kopflänge von 3 Centimeter.

Der Meckel'sche Knorpel ist nicht mehr in seiner ganzen Ausdehnung erhalten. Vorn existirt noch das beide Knorpel vereinigende Mittelstück und hinten ist der Knorpel gleichfalls noch deutlich erkennbar. Nur in seinem mittleren Abschnitt ist er zum Theil im Zustande der Atrophie, zum Theil ist er bereits durch Knochengewebe ersetzt. Eine Gliederung des knöchernen Unterkiefers in eine laterale und eine mediale Lamelle ist nur hinten noch möglich, vorn sind beide zu einem die Schneidezähne einschliessenden Kanal verwachsen. Auch hier finden sich — abgesehen vom Meckel'schen Knorpel — noch andere Knorpelkerne und zwar je einer im Processus condyloideus, je einer im Angulus maxillae und zwei vorn in der Gegend der Symphyse. Der Knorpelkern im Gelenkfortsatz hat annähernd schon die Gestalt des späteren knöchernen Theiles: nach unten stösst das Gewebe des Kernes unter Vermittelung einer atrophirenden Schicht an das Knochengewebe. Hier wie am Winkel zeigt der Unterkiefer an betreffenden gelungenen Schnitten genau das Bild eines in die Länge wachsenden Röhrenknochens mit allen den hier anzutreffenden Schichten. Nach oben reicht das Knorpelgewebe nicht bis an die Gelenkfläche, sondern ist bedeckt von einem bindegewebigen Perichondrium, welches aus spindelförmigen Zellen zusammengesetzt ist. Seitlich geht es ohne scharfe Grenze in das Periost des unten bereits knöchernen Ab-

schnittes des Unterkiefers über. Der Knorpelkern im Angulus ist sehr klein.

Bemerkenswerth ist, dass sich auch vorn zwei kleine kugelige Knorpelkerne vorfinden. Sie liegen symmetrisch zu beiden Seiten der Mittelebene oberhalb der Symphyse der beiden Meckel'schen Knorpel.

d. Untersuchungen an Schweins-Embryonen.

Obgleich mir auch vom Schwein nur ein einziges Stadium (Körperlänge des Embryo 5 Ctm., Kopflänge 2 Ctm.) zu Gebote stand, war das bei der Untersuchung erzielte Resultat mir sehr wichtig. Im Wesentlichen finde ich ein Verhalten, wie es etwa dem zweiten von mir beschriebenen Stadium der Katzen-Embryonen gleichkommt. Der Meckel'sche Knorpel weist gerade wie anderswo das Mittelstück auf, ist in seiner ganzen Ausdehnung noch völlig intact und unberührt vom Knochengewebe. Der Unterkiefer ist fast in allen seinen Theilen schon knöchern angelegt, ohne dass nur eine Spur von Knorpelkernen sich in ihm zeigt. Ich hebe dies ausdrücklich hervor, weil nach unbestreitbaren Angaben anderer Autoren auch beim Schwein Knorpelkerne im Unterkiefer — offenbar aber erst in späteren Stadien der Entwickelung — mit Leichtigkeit sich nachweisen lassen. Eine Unterscheidung zweier knöcherner Lamellen ist nicht, oder nur sehr gezwungen möglich. Eine senkrecht stehende Lamelle, welche der lateralen (Katze) entsprechen würde, finde ich wohl; aber eine mediale vermag ich nicht genügend abzugrenzen. Als Analogon der medialen Lamelle muss das unregelmässige netzförmige Knochengewebe angesehen werden, welches sich zwischen der lateralen Lamelle und dem Meckel'schen Knorpel befindet.

Fasse ich aus meinen hier mitgetheilten Beobachtungen dasjenige zusammen, was bei den untersuchten Säugethieren in Betreff der Entwickelung des Unterkiefers Gemeinschaftliches sich findet, so kann ich — mit besonderer Berücksichtigung der oben gestellten Fragen — folgendes sagen:

1. Der knöcherne Unterkiefer entsteht in seinen ersten Anfängen unabhängig vom Meckel'schen Knorpel auf bindegewebiger Grundlage: das Knochengewebe bildet sich durch Vermittelung der aus dem indifferenten Bildungsgewebe entstandenen Osteoblasten. Wo im weiteren Verlauf der Entwicke-

lung das Knochengewebe mit dem Gewebe des Meckel'schen Knorpels zusammenstösst, da geht das Knorpelgewebe durch Atrophie zu Grunde — an die Stelle tritt neugebildetes Knochengewebe. Das Knochengewebe des Unterkiefers erscheint zuerst als eine senkrechte Lamelle lateral vom Meckel'schen Knorpel: die laterale Lamelle; später entsteht eine zweite Lamelle zwischen der ersten und dem Meckel'schen Knorpel: die mediale Lamelle. Letztere ist es, welche das Gewebe des Meckel'schen Knorpels zum Schwunde bringt. Beide Lamellen verwachsen unten mit einander zu einer oben offenen Rinne, in welche von oben her die Zahnkeime hineinwuchern. Die laterale Lamelle bildet den Angulus maxillae und die beiden nach oben gerichteten Fortsätze.

2. Ausser dem bereits erwähnten atrophisch werdenden Meckelschen Knorpel treten im Verlauf der Bildung des knöchernen Unterkiefers an einzelnen Stellen Knorpelmassen auf. Ich nenne sie accessorische Knorpelkerne. Solcher Kerne sind:

je ein Kern im Gelenkfortsatz,
je ein Kern im Winkel des Unterkiefers,
je ein Kern vorn im Proc. alveolaris.

Die vordern Kerne habe ich nur bei Kaninchen gefunden; nach anderen Autoren finden sie sich auch bei andern Säugern. Die genannten Knorpelkerne entwickeln sich aus demselben indifferenten Bildungsgewebe, aus welchem die Osteoblasten entstehen.

3. Die accessorischen Knorpelkerne haben nur eine provisorische Bedeutung; sie gehen unter, indem das neu sich bildende Knochengewebe sie zur Atrophie bringt. Die Atrophie des Knorpelgewebes der genannten Kerne geschieht unter denselben Erscheinungen, unter denen das Knorpelgewebe der knorpelig präformirten Röhrenknochen schwindet. — Ein directer Uebergang des Knorpelgewebes in Knochengewebe, eine Umwandlung der Knorpelzellen in Knochenkörperchen findet hier am Unterkiefer ebensowenig wie anderswo unter normalen Verhältnissen statt.

Vergleiche ich die gewonnenen Resultate mit denen anderer, so habe ich im Allgemeinen die Angaben aller zu bestätigen vermocht; nur mit den Mittheilungen Strelzoff's weiss ich meine Resultate nicht zu vereinigen.

Die Angaben Kölliker's, Reichert's und Lovén's sowohl in Betreff der Bildung des knöchernen Unterkiefers auf bindege-

webiger Grundlage (intermembranöse Verknöcherung der Autoren), als auch in Betreff des späteren Auftretens besonderer Knorpelmassen sind durch mich bestätigt. Dass die Autoren von einer Verknöcherung der später erscheinenden Knorpelmassen reden, während ich von einer Atrophie derselben gesprochen habe, bedeutet keinen Gegensatz: es ist das ein Ausdruck, welcher sich auf die damaligen Anschauungen über die Bildung des Knochengewebes aus dem Knorpel gründet. In ähnlicher Weise verhält es sich mit jenen Angaben, dass der Meckel'sche Knorpel zum Theil ossificire: — die Veränderungen, welche der Meckel'sche Knorpel während seiner Atrophie erleidet, sind von den Autoren als Vorgänge der Verknöcherung aufgefasst.

Einige Autoren, z. B. Semmer (l. c. pag. 73), sprechen aber von einer Atrophie des Meckel'schen Knorpels im Gegensatz zu seiner Verknöcherung, ohne jedoch den Vorgang der Atrophie auch nur im Entferntesten zu beschreiben. Dies ist mir ein Beweis, dass sie von dem Wesen der Atrophie des Knorpelgewebes auch nicht die geringste Ahnung gehabt haben. Sie haben hier nur einen Schwund des Meckel'schen Knorpels angenommen, oder vermuthet, weil sie nichts mehr von ihm zu Gesichte bekommen konnten. — Hier füllen meine Untersuchungen eine wesentliche Lücke aus, indem sie den Nachweis liefern, dass die Zellen des Meckel'schen Knorpels genau so verschwinden, wie die Zellen in anderen atrophirenden Knorpeln.

Bei Besprechung der Knorpelmassen des Unterkiefers reden einzelne Autoren von einer »Ueberknorpelung des Gelenkfortsatzes«. Das ist nicht genau. Ich habe bei Gelegenheit der Detailbeschreibung schon darauf aufmerksam gemacht, dass der Knorpel im Gelenkfortsatz während des Wachsthums nicht bis an die Oberfläche des Gelenkkopfes reicht, sondern hier durch eine Schicht Bindegewebe (Perichondrium) bedeckt ist. Etwas Aehnliches finde ich noch bei ausgewachsenen Katzen und Kaninchen: weder die Gelenkfläche des Unterkiefers, noch die des Schläfenbeins, noch die des Meniscus ist überknorpelt. Die oberflächlichste Schicht wird überall von einem äusserst feinfibrillären Bindegewebe gebildet, in welchem nur vereinzelte Knorpelgewebe sich befinden. Dabei hat das Gewebe keineswegs den Charakter und das Aussehen von Faser- oder Netz-Knorpel. Unter der bindegewebigen Lage befindet sich dann eine

dünne Schicht Knorpel und dann folgt das gewöhnliche Knochengewebe[1]).

Ich muss noch die durchaus abweichenden Ansichten Strelzoff's in Betreff des Unterkiefers einer Kritik unterziehen. Die Resultate Strelzoff's beschränken sich im Wesentlichen darauf, dass er (l. c. pag. 46) »in einem gewissen Entwickelungsstadium« bei Schweinen (welche Grrösse die Embryonen hatten, ist nicht mitgetheilt) im Unterkiefer Knorpel und »nach einiger Zeit« (soll wohl heissen bei älteren Embryonen?) »Knochen, welcher aus präformirtem Knorpel entstanden ist«, gefunden hat. — Dann schreibt er: »Die Verknöcherung des Unterkiefers scheint sehr früh zu erfolgen, wenigstens fand ich bei einem 5,5 Centimeter langen Schweinsembryo das vordere Ende des Processus alveolaris schon verknöchert. Berücksichtigt man den Umstand, dass die ganze hintere Hälfte dieses Unterkiefers knorpelig war, und dass bei Menschenembryonen das vordere Ende des Alveolarfortsatzes auch aus Knorpel besteht, so ist es höchst wahrscheinlich, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt ist. Diese Wahrscheinlichkeit gewinnt an Werth noch dadurch, dass man an dem jungen Knochen die characteristischen, weiter unten zu besprechenden Merkmale entdeckt, welche seine Entstehung aus dem Knorpel verrathen.«

Strelzoff stützt demnach die Annahme, dass der Unterkiefer knorpelig präformirt sei, auf zwei von ihm gemachte Beobachtungen: 1) das Vorkommen von Knorpelgewebe in dem noch sich entwickelnden Unterkiefer und 2) das Vorkommen von Knochengewebe, welches die Merkmale der directen Entwicklung aus Knorpel trägt. Wie steht es mit der Richtigkeit beider Beobachtungen und mit den daraus gezogenen Schlüssen?

1) Dass man in gewissen Entwickelungsstufen des Embryo verschiedener Säugethiere im Unterkiefer Knochengewebe findet, ist unzweifelhaft richtig; allein daraus den Schluss zu ziehen, dass der ganze Unterkiefer knorpelig präformirt ist, ist unerlaubt. Strelzoff ist aber zu seinem irrigen Schlusse gelangt, weil er die erste knöcherne Anlage des Unterkiefers in sehr jungen Embryonen gar nicht

1) Die Thatsache, dass die zum Unterkiefergelenk gehörigen Gelenkflächen eine bindegewebige Bedeckung haben, ist für den Menschen von Kölliker bereits festgestellt (Gewebelehre 5. Auflage pag. 200). Die Kenntniss davon scheint jedoch wenig verbreitet, da viele Hand- und Lehrbücher der Anatomie keine Notiz darüber bringen.

beobachtet hat. An jungen noch kleinen Embryonen hätte er sich mit grosser Leichtigkeit davon überzeugen können, dass — abgesehen von dem hier nicht in Betracht kommenden Meckel'schen Knorpel — gar kein Knorpelgewebe im Unterkiefer existirt, wohl aber unzweifelhaft ächtes Knochengewebe, entstanden aus dem indifferenten Bildungsgewebe durh Vermittelung von Osteoblasten. Strelzoff macht (l. c. pag. 46) Kölliker den völlig unbegründeten Vorwurf, Kölliker hätte die früheren Entwickelungsstufen des Unterkiefers nicht untersucht; diesen gegründeten Vorwurf muss sich Strelzoff selbst machen.

2) Strelzoff behauptet, dass in dem sich entwickelnden Unterkiefer eine directe Umwandlung des Knorpels in Knochen stattfände. Da die Existenz vom Knorpel in späteren Entwickelungsstadien des Unterkiefers unbezweifelbar ist, so wäre dadurch die Möglichkeit einer Verwandelung gegeben. Strelzoff beschreibt auf pag. 46—48 seiner Abhandlung in ausführlicher Weise seine Ansichten und Beobachtungen an den zelligen Elementen des Knorpels und des Knochens; aus welchen er den Schluss eines directen Uebergangs der Knorpelzellen in Knochenkörperchen zieht. Ich halte eine Wiedergabe für unnöthig. Ich muss gestehen, dass ich nach häufigem Durchlesen dieses Passus und nach vielfachen Vergleichen meiner eigenen Präparate auch nicht das Geringste gefunden habe, was mich von der Richtigkeit der Strelzoff'schen Angabe überzeugt hätte. Strelzoff ist hier unbedingt auf eine ganz falsche Fährte gerathen, wie und wodurch weiss ich nicht; die Knochenbildung am knorpeligen Angulus und an dem knorpeligen Theile des Unterkiefers erfolgt genau so, wie in den knorpelig gebildeten Röhrenknochen, genau so, wie Strelzoff es selbst am Röhrenknochen beschrieben hat.

Zum Schluss muss ich noch Strelzoff's Bemerkungen in Betreff des Meckel'schen Knorpel beleuchten. Strelzoff bezeichnet die Ansicht, dass der Unterkiefer zum Meckel'schen Knorpel in demselben Verhältnisse stehe, wie die platten Schädelknochen zum knorpeligen Primordialcranium als Irrthum und schreibt dann (l. c. pag. 45): »Der Meckel'sche Knorpel betheiligt sich nicht bei der Knochenbildung und hat mit der primordialen Schädelbasis keine Analogie, da er ein rudimentäres Organ ist, welches in früheren Stadien des embryonalen Lebens schwindet.« Diese Aeusserung, dass der Meckel'sche Knorpel sich nicht bei der Knochenbildung

betheiligen soll, ist mir ein Beweis, dass Strelzoff der Entwickelung des Unterkiefers keineswegs die nöthige Aufmerksamkeit geschenkt hat — wie konnten ihm sonst jene Bilder entgehen, welche die älteren Autoren veranlassten, eine Verknöcherung des Meckel'schen Knorpels anzunehmen? Dass er aber solche Bilder, wie ich sie im Sinne habe und wie sie in Fig. 4 und 5 abgebildet sind, nie gesehen hat, geht aus seinen eigenen Worten klar und deutlich hervor. In der Anmerkung 5 auf Seite 45 schreibt Strelzoff: »Die regressive Metamorphose, welche ich vom Verkalkungsrande beschrieben, habe ich nie an dem Meckel'schen Knorpel beobachtet. Die fernern Vorgänge, welche seinen Schwund begleiten, bestehen, aller Wahrscheinlichkeit nach, darin, dass die peripheren Knorpelzellen sich verlängern, spindelförmig werden und in das umgebende Bindegewebe sich auflösen.« Diesen letzten Bemerkungen muss ich durchaus widersprechen und mit Hinweis auf das bereits Gesagte wiederholen, dass der Meckel'sche Knorpel bei seinem Schwund sich gerade so verhält wie der Verkalkungsrand eines knorpelig präformirten Skelettheils.

3. Die Bildung des knöchernen Schulterblatts.

Nach der geläufigen Ansicht entwickelt sich das knöcherne Schulterblatt der Säugethiere und des Menschen nicht anders, als die andern knorpelig präformirten Knochen; man spricht desshalb gewöhnlich von einer Verknöcherung des knorpeligen Schulterblatts im Sinne der älteren Auffassung. — Auch in dieser Beziehung ist Strelzoff zu einem ganz neuen und überraschenden Resultat gelangt (l. c. pag. 49): »Denselben Vorgang (Umwandlung der Knorpelzellen in Knochenzellen) habe ich an der Spina des Schulterblattes von Schaf- und Rindsembryonen beobachtet. Spina und Körper der Scapula, welche knorpelig vorgebildet sind, ossificiren nicht nach demselben Typus; die erste entwickelt sich ganz vollständig und ihre knorpelige Anlage geht direct in Knochen über, während der letztere die zwei beschriebenen »Formen des neoplastischen Ossificationstypus darstellt.«

Ich habe zur Prüfung der Resultate Strelzoff's die Bildung des Schulterblattes an verschiedenen Entwickelungsstadien von Embryonen (Maus, Katze, Kaninchen, Schaf und Schwein) untersucht und kann meine Beobachtungen in wenig Worte zusammenfassen:

Der histologische Vorgang, durch welchen das ursprünglich knorpelig präformirte Schulterblatt (Corpus und Spina) in ein knöchernes übergeführt wird, ist genau derselbe, wie man ihn bei Röhrenknochen beschreibt. Nach Einleitung der regressiven Metamorphose des Knorpels wird durch Vermittelung der Osteoblasten Knochengewebe gebildet, welches an die Stelle des geschwundenen Knorpels tritt. Eine eingehende Beschreibung oder Schilderung der Entwickelung des Schulterblatts kann ich füglich hier übergehen, da dieselbe nichts besonders Interessantes darbietet.

Strelzoff hat das unbestreitbare Verdienst, unabhängig von anderen Autoren, den genauen Nachweis geführt zu haben, dass die Ansicht Heinrich Müller's von der Betheiligung des Knorpelgewebes bei der Ossification, von der Entwickelung des Knochengewebes aus Abkömmlingen der Knorpelzellen nicht richtig ist, dass vielmehr das Knorpelgewebe durch regressive Metamorphose zur Atrophie geführt werde und dass an die Stelle desselben durch Wucherung der zelligen Elemente des Perichondriums neue Zellen (Osteoblasten) treten, aus welchen das neue Knochengewebe entsteht. Dass gleichzeitig mit Strelzoff andere Autoren zu denselben Resultaten gelangten, dadurch wird das Verdienst Strelzoff's nicht im Geringsten geschmälert. Leider hat aber Strelzoff es bei diesem Resultat nicht belassen. Neben die neoplastische Ossification hat er die sog. metaplastische Ossification gestellt und eine directe Umwandlung des Knorpels in Knochen behauptet. Ich hoffe, in den mitgetheilten Zeilen den Beweis geliefert zu haben, dass es gar keinen metaplastischen Ossificationstypus im Sinne Strelzoff's giebt.

4. Ueber die normale Resorption des Knochengewebes beim Wachsthum der Knochen.

Mit der Frage nach der Bildung des Knochengewebes ist die Frage nach dem Wachsthum der sich bildenden Knochen eng verbunden und es ist selbstverständlich, dass Untersuchungen in Betreff der ersten Frage auch zu Ergebnissen in Betreff der zweiten führen.

In Bezug auf das Wachsthum der Knochen stehen sich noch heute zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen Ansicht ver-

grössern sich die Knochen durch Apposition neuen Gewebes, nach der andern Ansicht durch interstitielles Wachsthum oder, wie man früher sagte, durch Intuscusseption. Die erste Ansicht war allmälig mehr in den Vordergrund getreten, die zweite fast vergessen. Wolff (Ueber die innere Architectur der Knochen und ihre Bedeutung für die Frage vom Knochenwachsthum. Virchow's Archiv Bd. 50 pag. 389. Berlin 1870) suchte neuerdings die Lehre vom interstitiellen Knochenwachsthum durch neue Gründe zu beweisen. Ich habe mich schon einmal gegen Wolff für das Knochenwachsthum durch Apposition ausgesprochen. Vor Kurzem ist nun auch Strelzoff (l. c.) gegen die Lehre vom appositionellen Wachsthum aufgetreten und hat eine neue Erklärung der Wachsthums-Erscheinungen gebracht. Da ich mit dieser neuen Erklärung auch nicht einverstanden bin, so ergreife ich die Gelegenheit, die Lehre vom Knochenwachsthum durch Apposition gegen die Angriffe Strelzoff's zu vertheidigen.

Bei der Erklärung des Knochenwachsthums durch Apposition neuen Gewebes hat man stets die Resorption des alten Gewebes zu Hülfe genommen — ohne genaue histologische Nachweise über die bei der Resorption stattfindenden Vorgänge zu haben. Der Modus der Resorption war unbekannt, wenngleich man die Resorption als sicher annahm. Auf den bis jetzt dunkeln Modus der typischen Resorption der Knochen ist durch die treffliche Arbeit Kölliker's (Die normale Resorption des Knochengewebes. Leipzig 1873. 4°.) ein helles Licht geworfen. Kölliker lieferte den Nachweis, dass vielkernige Zellen, die sog. Ostoklasten, den Schwund des Knochengewebes bewirken. Ich habe im Laufe der letzten Zeit, speciell bei Untersuchung des sich bildenden Unterkiefers, vielfach Veranlassung gehabt, die Angaben Kölliker's in Betreff der Ostoklasten zu prüfen und muss dieselben durchaus bestätigen. Auf Grund eigener Untersuchungen halte ich die Ostoklasten, welche zum Theil aus demselben Bildungsmaterial wie die Osteoblasten, zum Theil aus den Osteoblasten selbst hervorgehen, für die Ursache der Resorption des Knochengewebes. Es muss für's Erste noch dahin gestellt bleiben, wie man sich die Einwirkung der Ostoklasten auf das starre Knochengewebe zu denken hat. Vielleicht, dass Rustizky (Untersuchungen über Knochenresorption und Riesenzellen, Virchow's Archiv Bd. 59 pag. 202) Recht hat, wenn er vermuthet, es werde die Resorption durch eine den Zellen innewohnende

Säure eingeleitet. Da ich den ausführlichen und nach allen Richtungen zum Abschlusse gelangten Mittheilungen Kölliker's keine neuen Thatsachen hinzuzufügen vermag, so begnüge ich mich mit der Anerkennung und Bestätigung. Nachdem schon vor Kölliker's Arbeiten die vielkernigen Zellen des Knochengewebes von einzelnen Autoren gesehen waren und auch bereits nachträglich von anderen Autoren die Bedeutung der Ostoklasten für die Resorption zugegeben ist, liess sich erwarten, dass diese Lehre kaum auf Widerstand stossen würde. Und doch ist dies geschehen.

Strelzoff hat gegen die Ostoklasten als Ursache der Knochenresorption und gegen das Knochenwachsthum durch Apposition Protest eingelegt (l. c. 70—87) und ist damit in directen Gegensatz zu den Ergebnissen Kölliker's gekommen. »Weil,« wie Kölliker schreibt, (Knochenresorption und interstitielles Knochenwachsthum. Verhandl. der physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg, V. Bd. 1873) »Strelzoff in seinen Behauptungen mit aussergewöhnlicher Bestimmtheit und grossem Selbstvertrauen auftritt und nicht Jeder in der Lage sich befindet, ein auf eigene Untersuchungen gestütztes Urtheil über alle in Frage kommenden wesentlichen Verhältnisse zu haben«, so sah Kölliker sich veranlasst, die Angaben Strelzoff's einer eingehenden Prüfung zu unterziehen. — Das Resultat der Prüfung fällt nicht sehr günstig aus, indem der grösste Theil der Behauptungen und Annahmen Strelzoff's für irrig und nicht stichhaltig erklärt wird. Strelzoff hat auf Seite 69 und 70 die Thatsachen, welche, wie er sagt, mit den Ansichten Kölliker's nicht übereinstimmen, d. h. gegen die Ostoklasten als Organe der Resorption sprechen, in sechs Punkten zusammengestellt. Gehe ich die sechs Punkte durch, so komme ich zur Ueberzeugung, dass das Hauptmotiv Strelzoff's zur Negirung der Ostoklasten als Organe der Resorption im fünften Punkte liegt. Derselbe lautet (l. c. pag. 70): »Die Erweiterung der Markräume und die Formveränderung des wachsenden Knochens können durch die von mir beschriebenen Vorgänge erklärt und durch die directe Beobachtung bestätigt werden.«

Strelzoff bedarf der Ostoklasten nicht zur Erklärung der Phänomene des Knochenwachsthums, weil er eine andere Erklärung und Auffassung liefern zu können glaubt. Will man aber, so urtheile ich, Strelzoff von der wirklichen Bedeutung der Ostoklasten überzeugen, so muss man nachweisen, dass die von ihm gegebene Be-

schreibung des Wachsthums der Knochen und die daran sich knüpfende Auseinandersetzung der Vorgänge unrichtig ist.

Wie lässt nun Strelzoff den Knochen wachsen?

An allen knorpelig präformirten Skelettheilen — so schildert es Strelzoff — wird zuerst eine äussere primitive Knochenrinde gebildet, welche er die Grundschicht des perichondralen Knochens nennt und auf welche er allmälig von aussen neue Lamellen sich ablagern lässt. Gleichzeitig mit der Bildung der »Grundschicht« oder »der knöchernen Kruste« ist die im Innern des Knorpels beginnende Kalkablagerung auch bis an die Oberfläche gedrungen. »Hat die Kalkablagerung die Oberfläche des Knorpels erreicht, so werden die peripheren Knorpelhöhlen eröffnet und mit Bildungszellen, welche von der innern Schicht des Perichondriums stammen, gefüllt« (l. c. pag. 8). Durch Vermittelung der eingedrungenen Bildungszellen wird nun in dem von der perichondralen Knochenrinde eingeschlossenen Raum auch Knochengewebe gebildet und zwar wird dasselbe auf die noch stehen gebliebenen verkalkten Balken der Knorpelgrundsubstanz abgesetzt. Der histologische Vorgang ist hier derselbe wie bei der Knochengewebsbildung vom Perichondrium, jedoch ist die Anordnung des sog. endochondralen Knochengewebes eine andere und zwar sehr characteristische. Auf gewissen Entwickelungsstufen von Röhrenknochen existirt statt des ursprünglichen Knorpels im Innern des perichondralen Knochens nur sog. endochondrales Knochengewebe: als Grenze zwischen dem perichondralen und endochondralen Knochen existirt eine sog. endochondrale Grenzlinie. (Richtiger Grenzlamelle zu nennen.)

Bis so weit vermag ich, abgesehen von einigen untergeordneten Differenzen, nichts gegen diese Schilderung Strelzoff's einzuwenden, sie stimmt auch mit den Resultaten Lovén's und Uranossow's. In der weiteren Schilderung, welche Strelzoff liefert, treten dann erst principielle Gegensätze zu den geläufigen Ansichten auf. Die Thatsache, dass in gewissen späteren Stadien oder allendlich im fertigen Knochen kein endochondrales Knochengewebe existirt und auch keine endochondrale Grenzlamelle zu sehen ist, wird von den Anhängern der Appositions- und Resorptionstheorie erklärt durch die allmälig erfolgte Aufsaugung des endochondralen Knochengewebes unter Vermittelung der Ostoklasten und durch den Ersatz mittelst Markgewebes. Dieser Annahme der Zerstörung des endochondralen Knochengewebes tritt nun Strelzoff schroff entgegen

(l. c. pag. 33): »Das endochondrale Knochengewebe behält sein characteristisches Aussehen auch in den allerspätesten Stadien seiner Entwickelung. Meine Bestrebungen (den Zerstörungsprocess am Knochen zu verfolgen) betrachte ich nicht als vergeblich, da ich mich überzeugt habe, dass keine Spur von Zerstörung an embryonalen Knochen nachzuweisen ist« (l. c. p. 34).

Die Bildung des sogenannten Markraumes gebe ich mit Strelzoff's eigenen Worten (l. c. pag. 37): »Ein Rückblick auf die Bildung von Knochenbalken und Markräumen am perichondralen und endochondralen Knochengewebe der Röhrenknochen ergiebt, dass diese Balken bleibende Gebilde sind, deren weiteres Schicksal genau verfolgt werden kann. Der perichondrale Knochen ist durch die typische Anordnung seiner Grund- und secundären Balken characterisirt. Auch der endochondrale Knochen besteht aus Grund-, Uebergangs- und secundären Balken, welche während des Wachsthums ihre Lage ändern, indem die secundären in die Uebergangsbalken und diese in die Grundbalken sich umwandeln, welche endlich zur compacten Knochenrinde werden.« Auf Seite 38: »Durch eine solche Verschiebung der endochondralen Knochenbalken wird, abgesehen von den andern, schon erwähnten Ursachen, die Erweiterung der Tubus medullaris bedingt.« — Strelzoff erklärt hiernach mit dürren Worten die bei dem Knochenwachsthum so bedeutungsvolle Thatsache des Ersatzes des anfangs gebildeten endochondralen Knochengewebes durch Mark durch eine Verschiebung oder, wie er an einer andern Stelle sagt, durch eine Wanderung der endochondralen Knochenbalkens.

Wenn ich nun in der Abhandlung Strelzoff's nach einer positiven Begründung der Verschiebung oder Wanderung der endochondralen Knochenbalken suche, so finde ich gar keine Thatsachen angeführt, welche direct die »Wanderung« erweisen. Und doch hätten Thatsachen hingestellt werden müssen, um die so auffallende Behauptung zu unterstützen. Ich finde auch nicht das geringste Moment, welches irgendwie im Sinne einer Verschiebung oder Wanderung der Knochenbalken gedeutet werden könnte und sehe mich daher genöthigt, die Hypothese Strelzoff's für unbegründet zu erklären. Ich behaupte im Gegentheil, es findet beim Knochenwachsthum keine Verschiebung und keine Wanderung der endochondralen Knochenbalken statt.

Strelzoff bewegt sich in einer eigenthümlichen, wie mir scheint, nicht ganz richtigen Schlussfolgerung in Betreff des Knochenwachsthums. Sein Hauptgrund für die Verwerfung der Ostoklasten als Resorptionsorgane ist ihm die Möglichkeit, das Knochenwachsthum durch eine andere Erklärung — Verschiebung oder Wanderung der Knochenbalken — zu deuten. Und der Hauptgrund zur Bekräftigung der Annahme einer Verschiebung ist (l. c. pag. 44): »Es ist unmöglich die typische, einem jeden Knochen eigenthümliche und in allen Stadien des fötalen Lebens zu beobachtende Anordnung der Knochenbalken durch die Knochenresorption zu erklären«, und ferner; »Endlich ist es ganz unmöglich, durch die Knochenauflösung die Persistenz der Grundbalken des perichondralen und endochondralen Knochens mit gleichzeitiger Erweiterung des Tubus medullaris zu erklären.«

Ich will zum Schluss nur auf eine Thatsache noch hinweisen: Strelzoff deutet mit Recht auf den Gegensatz zwischen dem perichondralen und dem endochondralen Knochengewebe, auf die Existenz einer endochondralen Grenzlamelle. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieser Unterschied (cf. Fig. 8 Taf. II der Abhandlung Strelzoff's und Fig. 8 meiner früheren Schrift) wirklich in gewissen und zwar jüngeren Entwickelungsstufen von Embryonen existirt. Auf späteren Entwickelungsstufen eines und desselben Knochens zu einer Zeit, in welcher der Knochen auch nicht im Entferntesten seine endliche Grösse erreicht hat, sondern noch immerfort wächst, ist weder vom endochondralen Knochen, noch von der endochondralen Grenzlamelle eine Spur sichtbar; vielmehr ist nur eine einzige Art Knochengewebe erkennbar, die, welche Strelzoff als perichondrale bezeichnet hat. — Wie soll, frage ich, das vollständige Verschwinden durch eine Verschiebung oder Wanderung erklärt werden? Die Resorption erklärt die erörterte Thatsache bequem und leicht.

Die Einwürfe Strelzoff's werden die Lehre von der Apposition und Resorption des Knochengewebes beim Wachsthum nicht beeinträchtigen, sie werden nur dazu dienen, dieselbe zu befestigen, indem sie Veranlassung zu erneuten Studien geben werden. Und dass erneute Studien auf diesem Gebiete auch Strelzoff zur Ueberzeugung der Existenz einer normalen Knochenresorption führen werden, das hoffe ich.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV.

Fig. 1. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Katzen-Embryo von 4,5 Ctm. Länge. Vergr. 20fach.
a = laterale,
b = mediale Lamelle des Unterkiefers,
c = Zahnkeim,
d = der Meckel'sche Knorpel im Querschnitt.

Fig. 2. Horizontalschnitt (Flächenschnitt) durch den Kopf eines Katzen-Embryo von 4,5 Ctm. Länge. Vergr. 6fach.
a, b, c, d wie bei Figur 1.
d' Mittelstück des Meckel'schen Knorpels.
f Anlage des Proc. condyloideus.

Fig. 3. Aus einem Flächenschnitt des Kopfs eines Katzen-Embryo von 5,5 Ctm. Vergr. 80fach. — Der linke Meckel'sche Knorpel im Begriff zu atrophiren.
a, a, normales Knorpelgewebe,
b verkalktes Knorpelgewebe,
c Bildungsgewebe, welches von aussen in den Knorpel eindringt.

Fig. 4. Aus einem Querschnitt des Unterkiefers eines Katzen-Embryo von 8 Ctm. Länge. Vergr. 80fach. Der Meckel'sche Knorpel im Begriff zu atrophiren.
a die laterale,
b die mediale Knochenlamelle des Unterkiefers,
c Fortsätze des Markgewebes, welche von aussen in den Knorpel eindringen.

Fig. 5. Aus einem Querschnitt durch den Unterkiefer eines Katzen-Embryo von 5,5 Ctm. Länge. Vergr. 350fach. Der querdurchschnittene Meckel'sche Knorpel zeigt die characteristischen Kennzeichen der Atrophie.
a, a, a Knochengewebe,
b Ostoklast,
c, c, c Osteoblastenschicht,
d verkalkte Knorpelgrundsubstanz, welche vergrösserte aufgeblähte Zellen einschliesst,
e, e Knorpelgewebe.

Fig. 6. Mittelstück des Meckel'schen Knorpels aus einem Flächenschnitt des Kopfes eines Mäuse-Embryo von 1,3 Ctm. Länge. Vergr. 80fach.

Fig. 7. Aus einem Querschnitt des Unterkiefers eines Mäuse-Embryo von 48 Ctm. Länge. Vergr. 80fach.

a laterale,

b mediale Knochenlamelle,

d der von der medialen Lamelle umwachsene Meckel'sche Knorpel,

c Zahnkeim.

Fig. 8. Aus dem Querschnitt des Unterkiefers eines Mäuse-Embryo von 1,8 Ctm. Länge. Vergr. 350fach. Meckel'scher Knorpel im Beginne der Atrophie.

a Knorpelgewebe,

d verkalkte Knorpelgrundsubstanz, welche aufgeblähte Zellen einschliesst.

Ueber den peripheren Theil der Urwirbel.

Von

Med. Dr. **Felix Ehrlich**
in Wien.

(Aus dem Institute für Embryologie des Prof. Schenk in Wien.)

Hierzu Taf. XV. Fig. 1—4.

Durch die neueren Forschungen bezüglich des Verhaltens der einzelnen anatomisch bedeutenden Bestandtheile im Embryo der Wirbelthiere wurde dargethan, dass die Urwirbel bald nach ihrem Auftreten eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche der Differenzirung der Gewebe im Embryo vorhergehen. Zu diesen Veränderungen ist zunächst die Angabe Remak's[1]) zu zählen, nach welcher ein Urwirbel in drei Abschnitte von aussen nach innen zerfällt.

Der äusserste dieser Abschnitte diene als Grundlage für die Muskeln (Muskelplatte), aus dem mittleren gehen die Elemente des Knochensystems hervor und der innerste Abschnitt liefere die Grundlage für die Ganglien und speciell für die Intervertebralganglien.

Durch eine Reihe von Jahren war diese Lehre allgemein angenommen worden und schliesst sich ihr auch Kölliker[2]) in seiner Entwicklungsgeschichte an.

---

1) Remak, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

2) Kölliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861.

Wesentlich verändert wurde diese Angabe von Schenk[1]). Nach dieser unterscheidet man zunächst an jedem Urwirbel einen centralen und peripheren Theil. Der erstere wird allmälig massenhafter, wobei die Formation der Urwirbelmasse um die einzelnen in dem Embryo angelegten Höhlen vorgeschoben wird. Dieser Theil der Urwirbel wird, wie derselbe Forscher angiebt, zum Aufbaue von Knochen, Knorpeln, Muskeln und der übrigen Gewebe, welche um die angelegten Höhlen zu finden sind, verwendet.

Der periphere Theil der Urwirbel präsentirt sich als aus länglichen Zellen bestehend, welche in radiärer Richtung zum Kerne der Urwirbel stehen. Von diesem Theile berichtet Schenk weniger ausführlich.

Oellacher[2]), der sich in seinen trefflichen Arbeiten über die Entwickelung der Knochenfische bezüglich der Verwendung des Kernes der Urwirbel den Angaben Schenk's anschliesst, ist der Meinung, dass aus dem peripheren Theile der Urwirbel möglicher Weise Horngebilde hervorgehen; lässt aber diese Angabe als unentschieden dahingestellt.

Götte[3]) zeigte bei Bombinator igneus, dass der periphere Theil der Urwirbel zu subcutanem Gewebe transformirt wird und lässt das metamorphosirte Gewebe nach unten gegen die Bauchfläche des Embryo mit der Chorda dorsalis sich vereinigen, während nach oben der periphere Theil der Urwirbel mit den umgebenden Gebilden des Centralnervensystems sich verbindet.

Bezüglich der Veränderungen des centralen Theiles der Urwirbel für Bombinator igneus schliesst er sich den Angaben Schenk's und Oellacher's an. Diese Angaben bildeten den Ausgangspunkt für die vorliegenden Untersuchungen, welche ich hier folgen lasse. Wenn man an den Embryonen von künstlich gezüchteten Forellen (salmo fario) vom 30. Tage angefangen aufwärts, Querschnitte in der Höhe des Mitteldarmes anfertigt, so sieht man anfangs, dass der centrale Theil der Urwirbelmasse (U; Fig. 1) um die einzelnen

---

1) Schenk, Beitrag zur Lehre von den Organanlagen im motorischen Keimblatte. Wiener Sitzungsberichte der k. Akad. 1868.

2) Oellacher. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Leipzig 1872. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. XXII und XXIV.

3) Götte, Ueber die Entwickelung des Bombinator igneus. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. V.

angelegten Höhlen, die auf dem Querschnitte zu beobachten sind, sich ausgebreitet hat. Man sieht an dem vorliegenden Schnitte dieselbe zunächst um das Centralnervensystem (C), um die Chorda dorsalis (Ch), ferner um die Ausführungsgänge der Urnieren (Un) und endlich um den Darmkanal (D) gelagert.

Der periphere Theil der Urwirbel (U_2) dagegen umgiebt beiderseits längs des Embryonalleibes den Kern der Urwirbel.

Am Rückentheile des Embryo sehen wir die radiär stehenden Elemente des peripheren Theiles zu beiden Seiten des Nervensystems umbiegen und in der Richtung nach der centralen Fläche des Embryo ziehen. Hier kann man die Grenze des peripheren Theiles nicht genau bestimmen, es scheint, als würden die Elemente in jenen des Kernes der Urwirbel sich allmälig verlieren.

An der ventralen Seite sieht man das absteigende Stück des peripheren Theiles der Urwirbel vor dem Ausführungsgange des Wolff'schen Körpers vorübergehen und in der Richtung gegen die breite Chorda dorsalis (Ch) ziehen. Hier verliert sich derselbe in ähnlicher Weise, wie an der Seite des Nervensystems im Kerne der Urwirbel. Wir sehen somit, dass der periphere Theil der Urwirbel, welcher anfangs den ganzen Urwirbel umgiebt, denselben in diesem Stadium nur nach aussen zu beiden Seiten des Embryo gegen das Nervenhornblatt begränzt, während die Innenseite des Kernes der Urwirbel dem Centralnervensysteme (C), der Chorda (Ch), dem Urnierengange (Un), der Aorta und der intermediären Zellenmasse von Oellacher[1]) anliegt.

In den weiter vorgerückten Stadien beobachtet man, dass die einzelnen Elemente des peripheren Theiles der Urwirbel ihre Form geändert haben. Während man in jüngeren Stadien den Längsdurchmesser der Zelle radiär zur Chorda stehen sah, beobachtet man, wie in Fig. 2 zu sehen ist, dass der Längsdurchmesser der einzelnen Elemente, die den peripheren Theil bilden, parallel zur Oberfläche des Embryo liegt. Die Elemente besitzen einen ovalen Kern und Kernkörperchen.

Nach innen vom peripheren Theile sieht man rundliche hellere Gebilde (r), welche bereits dem Kerne der Urwirbel angehören.

Gegen die dorsale Seite zu findet man den Gebilden der Ur-

---

1) l. c.

wirbel anliegend, die Elemente des peripheren Theiles dichter an einander gelagert, so dass man auf dem Querschnitte an dieser Stelle noch eine Verdickung desselben zu Gesicht bekommt.

An dem lateralen Theile des Embryo beobachtet man Einsenkungen (E Fig. 2) des peripheren Theiles der Urwirbel, welche in den Kern der Urwirbel hinein sich erstrecken und an einigen Stellen sogar den sceletogenen Theil der Chorda erreichen. Fig. 2 stellt zwei derartige Einsenkungen dar, wovon die eine E_1 die Chorda erreicht, während die zweite sich im Kerne der Urwirbel verliert. Diese Einsenkungen bilden, wie man sich aus der Reihenfolge von Querschnitten überzeugen kann, zusammenhängende membranöse Scheidewände, welche einzelne Zellenmassen der Urwirbel zwischen sich fassen. Aus eben diesen Scheidewänden zwischen den Gebilden des Urwirbelkernes, welche anfangs aus zelligen Elementen zusammengesetzt sind, werden später Faserzüge, zum Theile auch Züge, welche homogen sind, so dass man genöthigt ist, anzunehmen, es seien sowohl die faserigen als auch die homogenen Züge aus den Elementen des peripheren Theiles der Urwirbel hervorgegangen.

Ueberdies beobachtet man an Fig. 2, dass jene Gebilde, welche zwischen der Chorda und dem Nervensystem nach aussen liegen (m), bereits knorpelig umgebildet sind. An manchen Präparaten beobachtet man nicht selten, dass die besprochenen Septa bis an diese knorpelige Zellenmasse reichen, die man als Anlage des bleibenden Wirbelkörpers anzusehen hat.

Die einzelnen Septa, welche zwischen den bereits zu Muskeln metamorphosirten Elementen des Kernes der Urwirbel liegen, zeigen eine Reihe von Fortsätzen, welche zu einer Vervielfältigung der Septa führen. Die dadurch entstandenen kleinen Septa bestehen aus äusserst feinen homogenen Zügen, welche an den Stellen, wo sie von den Hauptzügen abgehen, etwas dickwandiger sind; weiter entfernt davon aber verdünnt sich allmälig die Wandung und die Septa werden immer kleiner, bis sie in ihrem Umfange dem Umfange eines Muskelbündels gleichkommen.

Fig. 3, welche einem Querschnitte durch den Embryonalleib eines 10 Tage nach dem Ausschlüpfen aus der Eischale alten Forellenembryo entspricht, zeigt die weiteren Veränderungen des peripheren Theiles der Urwirbel. Aus ihr entnehmen wir eine Bestätigung für das Gesagte bezüglich der grösseren und kleineren Septa in den Gebilden des Kernes der Urwirbel. Zugleich werden

wir auch sehen, dass die grösseren Faserzüge als Fascien zwischen der bei den Fischen verhältnissmässig stark ausgebildeten Rückenmuskulatur liegen, während die feineren homogenen Septa, welche von diesen abstammen, als umhüllende Gewebszüge für die Muskelfaserbündel dienen. Wir sehen an Fig. 3 den Querschnitt des Centralnervensystems (C), an welchem bereits in diesem Stadium das Cylinderepithel, die Ganglien der grauen Substanz und die marklosen Fasern der weissen Substanz zu beobachten sind. Unter demselben liegen die geschrumpfte Chorda (Ch), überdies Gefässlumina und Durchschnitte des Wolff'schen Körpers. Unterhalb dieser Gebilde ist der Querschnitt des Darmkanals (D) zu sehen, welcher an einem kurzen Mesenterium hängt.

Die Urwirbelmasse (U), welche zu beiden Seiten des Nervensystems und der Chorda liegt, ist von mehreren Septa (S) durchbrochen. Die Gebilde, welche zwischen den Septa liegen, lassen es deutlich erkennen, dass sie Querschnitte von Muskelbündeln sind, deren Fibrillen sich zumeist so anordnen, dass dieselben theils rings herum um eine centrale Höhlung stehen, theils hufeisenförmig gekrümmt sind — Fig. 4. Um diese Züge von Muskelfaserbündeln (Mf) gehen die kleinen homogenen Septa, welche auf dem Querschnitte ein bienenwabenähnliches Gefüge geben, in welchem die Muskelfaserbündel liegen. Die Wandung der einzelnen Fächer ist homogen und trägt zuweilen einen oder mehrere Kerne. Es scheint dieses Gewebe jenen Zügen zu entsprechen, welche Löwe[1]) neuerer Zeit um die Fibrillencylinder am ausgebildeten Muskel und den Sehnen beschrieben hat.

Die grösseren Faserzüge verschmelzen nach innen mit den faserigen Zügen, welche das Centralnervensystem umgeben (n). An den Stellen, wo dieselben theils unter einander zwischen den Muskeln sich verbinden, oder wo sich dieselben mit den umhüllenden Faserzügen des Nervensystems vereinigen, sind sie dicker, und ihre Faserzüge stehen dichter aneinander. An dem Schnitte (Fig. 3) beobachtet man noch seitlich eine spitz hervorragende Masse der Urwirbel, welche vom äusseren Keimblatte überzogen ist. Sie stellt uns die Anlage einer Flosse vom Forellenembryo dar. Nachdem sich der Seitenplattentheil des Embryo von beiden Seiten an der Bauchfläche vereinigt hat, kommt die seitlich gelegene Flosse wahr-

1) Löwe, Centralblatt für medicinische Wissenschaften. Berlin 1874.

scheinlich an die Bauchfläche des Embryo zu liegen, und bildet in dieser Lage eine Bauchflosse.

Aus den Schilderungen an den oben erwähnten Präparaten geht nun zur Genüge hervor, dass dem peripheren Theile der Urwirbel bezüglich seiner Verwendung zum Aufbaue der thierischen Gewebe eine andere Bestimmung zukomme, als den Gebilden im Kerne der Urwirbel. Die Elemente im peripheren Theile der Urwirbel werden zu Bindegewebszügen metamorphosirt, die nicht nur die subcutanen Gebilde liefern (Götte), sondern auch als grössere Septa die Muskelmasse am Rücken des Wirbelthieres durchziehen und hier die Fascien bilden. Die kleineren Septa, welche von jenen ausgehen, dienen als fächerige Gebilde um die einzelnen Muskelfaserbündel.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XV.

Fig. 1—4.

C Centralnervensystem.
Ch Chorda dorsalis (durch Schrumpfung in ihrer Form geändert).
I intermediäre Schicht.
U_1 Kern der Urwirbel.
U_2 peripherer Theil der Urwirbel.
Un Urnierengang.
D Darm.
W Wolff'scher Körper.
m Knorpelmasse der Wirbelkörper.
N Gewebe aus den Gebilden des mittleren Keimblattes, welche das Centralnervensystem umgeben.
E und E_1 Septa aus dem peripheren Theile der Urwirbel.
S Vereinigungsstelle dieser Septa.
E_{11} Extremität (Flosse).
Mf Muskelfaserbündel auf dem Querschnitte.

Die perivasculären Lymphräume im Centralnervensystem und der Retina.

Von

Dr. B. Riedel,

Prosector in Rostock.

Hierzu Tafel XV, Fig. 5—9.

Die Entdeckung von Lymphräumen im Gehirne und Rückenmarke (His[1]) hat von neuem die Aufmerksamkeit der Beobachter auf die Gefässadventitia dieser Organe gelenkt.

Sie ist im Laufe der Zeit sehr verschieden beschrieben worden, in Betreff sowohl ihrer Structur als auch ihrer Ausdehnung über einen grösseren oder kleineren Theil der Gefässe.

Die ersten drei Beobachter, Kölliker[2]), Virchow[3]), und Robin[4]), beschrieben sie als eine hyaline vollkommen structurlose Membran. Kölliker lässt sie grössere und kleinere Arterien umhüllen, aber nicht mehr auf Capillaren und Venen übergehen.

Virchow, der sie zuerst als eine normaler Weise lose die Gefässe umgebende Haut erkannte, sah sie zuweilen sich auf Gefässe von capillarem Character fortsetzen, Robin bis zu solchen, deren Durchmesser 0,003 Mm. betrug. Erst His[5]) fand Kerne in

---

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XV. p. 127. 1865.

2) Mikroskopische Anatomie II. I p. 500. 1850.

3) Virchow's Archiv. III. 1851. p. 445.

4) Segond. le système capillaire sanguin. Paris 1853.
Robin. Compt. rend. de Biol. 1855. p. 142.
Journal de la Physiologie de l'homme et des animaux 1859. p. 537.

5) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. X. 1860 p. 340.

ihr auf; er verfolgte sie bis zu den feinsten Capillaren von 0,002‴ Durchmesser.

Ein weiterer Fortschritt in der Kenntniss der Adventitia wurde durch Frommann[1]) eingeleitet, der im Rückenmarke zahlreiche längere und kürzere Reiser von ihr abgehen sah, die sich in der umgebenden Neuroglia verloren. Aehnliche Rauhigkeiten beschrieb wenige Jahre später Roth[2]) von den Gehirngefässen; doch entsprangen hier die Reiser mit dreieckigen Füsschen und wurden zugleich als Ausläufer von im umgebenden Gewebe gelegenen Sternzellen erkannt. Kowalewsky, Golgi[3]), Butzke[4]), Iljaschenko[5]) bestätigten diesen Befund.

In einer andern Richtung ging Eberth[6]) vor; mittelst Argentum nitricum gelang es ihm, auf der Adventitia die characteristische Endothelzellenzeichnung nachzuweisen. Axel Key und Retzius[7]) nehmen sogar zwei Endothel-Zellenstrata an, die einer mittleren aus derberen Bindegewebsbalken bestehenden Schicht aufliegend als directe Fortsetzungen der Pia intima die Adventitia der Gehirn- und Rückenmarksgefässe darstellen.

Ganz isolirt steht endlich die Ansicht von Boll[8]) da, derzufolge die Bindegewebszellen mit dem grössten Theile ihrer Ausläufer pinselförmig auseinandergebreitet der structurlosen kernhaltigen Adventitia mehr oder weniger fest selbst bis zur vollkommenen Verschmelzung anhaften sollen, während ein oft derberer Fortsatz als Stiel der sogenannten Pinselzelle frei in's Gehirn-Parenchym hineinragen soll.

Ebensowenig wie über die Structur der Adventitia sind die Autoren darüber einig, in welchem Verhältnisse sie zu den His'schen perivasculären Lymphräumen steht. His selbst nimmt den Raum zwischen Adventitia und umliegendem Parenchym, das Kanäle bildet,

---

1) Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarkes. II. Th. 1867.

2) Virchow's Archiv 46. 1869. p. 343.

3) Rivista clinica. Nov. 1871.

4) Archiv für Psychiatrie 1872, p. 575.

5) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. XXII. 1872. p. 299.

6) Virchow's Archiv. 49. p. 48.

7) Virchow's und Hirsch's Jahresbericht. 1870. p. 28.
Schultze's Archiv. 1873. p. 308.

8) Archiv für Psychiatrie. IV. Band.

die im Rückenmarke wenigstens von einem Endothel ausgekleidet waren, als den wahren Lymphraum an; ihm folgen Eberth, Obersteiner u. a. Axel Key und Retzius, Golgi und Boll sehen den Raum zwischen dem eigentlichen Gefässe und der Adventitia als Lymphraum an. Beide Parteien stützen sich auf die Resultate von Injectionen, beide auf das Vorkommen von Lymphkörperchen in diesen Räumen.

Alle die aufgeführten Meinungsverschiedenheiten liessen eine erneute Untersuchung des Gegenstandes wünschenswerth erscheinen.

Zunächst war es nöthig, zum Studium der Gefässe und ihrer Adventitia eine möglichst schonende Isolationsmethode zu finden. Es gelang dies durch Combination der Wirkungen von Osmiumsäure- und Ammoniaklösungen. Kleine mit der Scheere abgetragene Stückchen Gehirnsubstanz blieben 12—24 Stunden in $^1/_{10}$ % Osmiumsäure-Lösung liegen und dann ebenso lange in ammoniakalischer Carmin-Lösung. Je nach dem Procentgehalte an Ammoniak isoliren sich Gefässe, Ganglien, Bindegewebszellen mehr oder weniger vollständig.

Es war zunächst leicht, bei erwachsenen Thieren sich davon zu überzeugen, dass eine Adventitialscheide sämmtliche Gefässe von ihrem Ein- resp. Austritte aus dem Gehirne an mit Einschluss der Capillaren umgiebt; wo bei letzteren die Entscheidung, ob eine Scheide vorhanden sei oder nicht, zweifelhaft war, da gaben die kleinen, zwischen Adventitia und Capillarmembran gelegenen gelblichen Körnchen, auf die ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme, nach kürzerem oder längerem Verfolgen des Gefässes Sicherheit dafür, dass nirgends die Scheide fehlt. Bei dieser Isolationsmethode erscheint die Adventitia structurlus mit eingelagerten Kernen, nicht so bei Anwendung von Arg. nitric.-Lösung nach dem Eberth'schen Vorgange.

Benutzt man ein nicht mehr ganz frisches Gehirn, dessen Gefässe sich leicht mittelst der abgezogenen Pia extrahiren lassen, so gelingt der Nachweis einer Endothelzeichnung auf der Adventitia (Fig. 1). Dass ausser diesem Zellstratum noch ein weiteres Element an dem Aufbau der Adventitia Theil nimmt, wie das Eberth, wenn ich ihn recht verstehe, glaubt, ist mir nicht wahrscheinlich. Präparate, in denen nach Eberth's Schilderung kleine Blasen, die später sich als aus dünnen unregelmässigen kernhaltigen Plättchen zusammengesetzt erweisen, von der unterliegenden Adventitia sich

abzuheben scheinen, kamen mir freilich auch vor, doch war es wahrscheinlich, dass diese Blasen die ganze Adventitia repräsentirten und der feine, die zurückbleibende Adventitia anscheinend darstellende Contour dem nicht abgehobenen ober- resp. unterhalb der Blase gelegenen, bei derselben Einstellung noch eben mit sichtbaren Theile des Endothelstratum angehört. Die Endothelzeichnung trat auf der Adventitia sowohl grösserer als kleinerer Gefässe hervor, so dass die Annahme gerechtfertigt erscheint, dass sie sich überall aus Endothelien zusammensetzt.

Die Aussenfläche der Gefässscheiden zeigte die bekannten mit dreieckigen Füsschen aufsitzenden Fasern, die häufig noch im Zusammenhange mit jenen von Roth erwähnten Zellen isolirt werden konnten, wie sie besonders von Jastrowitz[1] (Fig. 2) und Boll (Fig. 2) als Gebilde mit langen unverzweigten Fortsätzen sehr getreu in der Zeichnung wiedergegeben sind. Sonderlich characteristische Verschiedenheiten an ihnen zu sehen, die erlaubt hätten, mehrere Arten von Zellen zu unterscheiden, wie das Iljaschenko thut, war mir nicht vergönnt, ebenso wenig Zellen mit 2—3, höchstens 5 Ausläufern, die derselbe Autor erwähnt.

Oft sitzen sie mit einem, oft mit zwei Fortsätzen an der Adventitia fest. Ein unmittelbares Angelagertsein der Zellen an die Gefässwand kam selten, ein Verwachsensein, so, dass ein besonders derber Fortsatz von der Adventitia abgeht, kam nie zur Beobachtung.

Schnittpräparate bestätigten den an isolirten Gefässen erhobenen Befund. Als beste Erhärtungsflüssigkeit erwies sich die Gerlach'sche 2procentige saure chromsaure Ammoniaklösung; die Schnitte nach vorgängiger Einlagerung in Palladiumchlorid, in ammoniakalischem Carmin gefärbt, zeigten am anschaulichsten die enorme Entwicklung der Bindegewebszellen und deren Verhältniss zur Gefäss-Adventitia.

Fig. 3 erläutert am besten das Gesagte. Andere Präparate, besonders aus der obersten Rindenschicht, zeigten die Zellen dichter an das Gefäss hinangerückt, ohne jedoch jemals mit ihm zu verschmelzen. Bei jungen Thieren sind die Ausläufer der Zellen kürzer, desshalb liegen letztere den Gefässen näher, um erst nach und nach durch die stärker sich entwickelnde Gehirnsubstanz von ihnen weiter abgedrängt zu werden.

---

1) Archiv für Psychiatrie III. 1872. p. 162.

Kehre ich jedoch zurück zu den Isolationspräparaten, so lehrten diese noch eine zweite Art von Fortsätzen der Adventitia kennen, die bis jetzt gänzlich unbekannt geblieben sind und eine ganz andere Bedeutung haben, als die vorher beschriebenen. Fig. 4 und 5 geben eine Anschauung davon; es sind directe Fortsetzungen der Adventitia, die, ohne ein Blutgefäss einzuschliessen, die Lymphscheide grösserer und kleinerer Gefässbezirke mit einander verbinden, meist in Form directer Anastomosen, zuweilen auch kleine Plexus (Fig. 5) bildend.

Sie sind schon bei uninjicirten Blutgefässen kenntlich, noch deutlicher allerdings an Injectionspräparaten, in denen sie als leere Schläuche besonders leicht zu finden sind. Dass sie durchgängig sind, beweist bei Erwachsenen das Vorkommen jener schon oben erwähnten zwischen Media und Adventitia normaler Weise befindlichen Körnchen auch in ihnen. Kerne habe ich bis jetzt noch nicht in ihnen wahrgenommen, wohl aber pflegt dort, wo sie abgehen, ein Kern in der Adventitia zu liegen. Sie kommen nur an Capillar-Adventitien vor, können eine Länge von 0,1—0,15 Mm. erreichen und werden so häufig beobachtet, dass fast jedes mit seinen Verzweigungen isolirte grössere Gefäss sie zur Anschauung bringt. Bei neugeborenen Thieren erscheinen sie als ganz zarte Gebilde, übereinstimmend mit der geringen Entwicklung, die das Lymphscheidensystem, das dann den Gefässen überall eng anliegt, zu jener Zeit hat.

Nach Auffindung dieser Lymphanastomosen erscheint es nicht mehr ganz correct, diese Membran als Gefässadventitia aufzufassen und zu bezeichnen, sondern sie muss als Wandung eines selbstständigen Lymphgefässsystems betrachtet werden; damit vernothwendigt sich auch die Annahme, dass diese Lymphgefässe in Uebereinstimmung mit denen anderer Organe eine gänzlich aus Endothelien zusammengesetzte Wand besitzen. Sicherer als jede Injection dürfte dieser Befund auch die Richtigkeit der Ansichten von Axel, Key und Retzius in Betreff des wirklichen Lymphraumes beweisen, gegenüber der von His vertretenen.

Im Rückenmarke gestalten sich die Verhältnisse im Wesentlichen analog. Die Lymphscheide fehlt auch, so weit ich sehen konnte, nirgends, Lymphanastomosen kommen ebenso vor wie im Gehirne, nur ist die Zahl der von der Scheide abgehenden feinen Reiser sehr gering und gelang es mir nicht, dieselben im Zusammenhang mit den ja im Rückenmarke so zahlreich vorhandenen Binde-

gewebzellen su isoliren, ebensowenig leisteten Schnittpräparate. In Betreff dieser Bindegewebszellen sei mir hier eine Bemerkung gestattet: Der neueste deutsche Bearbeiter des Rückenmarkes, Boll, erkennt nur eine Sorte von Bindegewebszellen im Rückenmarke an, und auch diese wird wieder von Rauvier[1]) in der von Boll beschriebenen Form geläugnet. Es ist nun nichts leichter, als sich sowohl nach Anwendung von $^1/_{10}$ % Osmiumssäure-Lösung oder noch besser nach 24—48stündiger Einwirkung von Müller'scher Lösung (nach Prof. Merkel's Vorschrift), beide Male mit nachfolgender Maceration in ammoniakalischer Carminlösung davon zu überzeugen, dass die von Boll abgebildeten Zellen (seine Fig. 1 a, b, c und Fig. 2) zu Dutzenden im Zerzupfungspräparate umherschwimmen. Daneben kommen, wenn auch sehr selten, Zellen vor, deren Ausläufer sich verzweigen, wie sie Deiters in seinem bekannten Werke abgebildet hat. Schliesslich finden sich — beim Menschen wenigstens — noch platte, mit 3—5 kurzen Fortsätzen versehene, oft in Reihen angeordnete Zellen, den Nervenfasern der weissen Substanz aufliegend, wie sie von Frommann abgebildet sind (seine Taf. II, Fig. 3 und 4), nur dass natürlich hier keine Kernfasern zu entdecken waren. Ganz analoge Gebilde sind übrigens kürzlich auch von Michel[2]) im Chiasma von Thieren sowohl wie vom Menschen beschrieben und abgebildet.

In der Retina hatte His[3]) gleich von Anfang an den Raum zwischen Gefäss und Adventitia als Lymphraum angesprochen und auch durch Arg. nitricum die Zusammensetzung der Scheide aus Endothelien bewiesen; er fand sie überall, nur nicht an den grossen Arterien, denen Kölliker gerade früher eine structurlose Adventitia zugeschrieben hatte.

Der neueste Bearbeiter, Schwalbe[4]), fand Lymphscheiden nur um Venen und Capillaren. In derselben Weise wie im Gehirne wurde auch hier eine vollständige Isolation der Gefässe bewerkstelligt; es zeigte sich die Angabe Schwalbe's als durchaus zu-

---

1) Comptes rend. 77. p. 1299.

2) Gräfe's Archiv Bd. XIX. p. 155.

3) Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel. IV. Theil. II. Heft. 1866. p. 256.

4) Bericht der math.-phys. Klasse der Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaft. 1872. 1. Juli.

treffend, nur ist noch hinzuzufügen, dass auch hier Anastomosen zwischen den die Capillaren umgebenden Scheiden existiren und zwar in ziemlich ausgedehnter Weise.

Was nun den schon öfter erwähnten Inhalt dieser Lymphgefässe anlangt, so besteht er, wenn ich zuerst das Centralnervensystem berücksichtige, bei erwachsenen Wirbelthieren resp. Menschen gewöhnlich aus grösseren und kleineren gelblichen Körperchen, die auf Zusatz von Osmiumsäure sich schwarz färben; einzelne wenige grössere, aber auch geschwärzte lassen auf Zusatz von Essigsäure einen Kern erkennen. Ueber ihren Character, ob normal, ob pathologisch, ist schon viel gestritten.

Kölliker[1]) und sein Schüler Pestalozzi[2]), welche sie bei der Beschreibung von Aneurysmata spuria erwähnen, hielten sie für Zersetzungsproducte des nach Zerreissung der inneren Gefässhäute unter der Adventitia angesammelten Blutes. Dem gegenüber macht Virchow[3]) darauf aufmerksam, dass die Präexistenz zelliger Elemente zwischen Media und Adventitia in Form von einfachen rundlichen granulirten Zellen die Entscheidung erschwere, ob die hier sonst noch vorkommenden Fettkörnchenzellen und Fettaggregatkugeln wirklich aus Extravasat hervorgehen.

Daniel von Stein[4]) fand diese Massen beim Menschen unter 62 Fällen 53 Mal; selbst bei einem durch äussere Gewalt plötzlich um's Leben gekommenen wurden sie beobachtet; an ein bestimmtes Alter scheinen sie nicht gebunden, doch weist auch er auf einen aetiologischen Zusammenhang mit dem Aneurysma spurium hin. Er nennt sie Pigment, das aus einer eigenthümlichen Umwandlung von Fett hervorgehe.

Robin beschreibt sie als normalen Befund bei Individuen, die das 40.—45. Lebensjahr überschritten haben, während Wedl[5]), Sankey u. A. sie für pathologisch erklärten, eine Auffassung, der

---

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. I. 1848. p. 260.

2) Ueber Aneurysmata spuria der kleinen Gehirnarterien und ihren Zusammenhang mit Apoplexie. Inaug.-Diss. Würzburg 1849.

3) l. c.

4) Nonnulla de pigmento in parietibus cerebri vasorum obvio. Diss. inaug. Dorpat 1858. (Referat: Virchow's Archiv. 16. p. 564.)

5) Beiträge zur Pathologie der Blutgefässe. Sitzungsberichte der K. K. Akademie. 1859. 27. p. 265.

Westphal[1]) energisch entgegentrat. Boll erwähnt nur beim Menschen das Vorkommen von unregelmässigen kleinen und grösseren Anhäufungen eines gelblich-rothen bis goldgelben Pigmentes. Einerlei nun, welchen chemischen Character diese Massen besitzen, ob sie dem reinen Fette näher oder ferner stehen; so haben sie in den circa 50—60 Gehirnen der verschiedensten Säugethiere, die ich darauf untersuchte, niemals gefehlt, vorausgesetzt, dass die Thiere ein gewisses Alter erreicht hatten. Bei Fleischfressern ist die Anhäufung dieser Massen im Allgemeinen eine stärkere, grobkörnigere als bei Pflanzenfressern; dem entsprechend treten sie bei ersteren auch schon in früherer Jugend auf als bei letzteren.

Mit dem Ernährungszustande des Individuums stehen sie nicht im Zusammenhange; wohlgenährte Thiere zeigten sie ebenso gut, als abgemagerte; Thiere, die mitten in der Verdauung getödtet wurden, ebenso häufig, als solche, die 3 Tage gehungert hatten. Parallel geht aber der Grösse der einzelnen Körnchen und ihrer Menge die Anhäufung anscheinend gleicher Molecüle in den Ganglienzellen. In früher Jugend haben diese bekanntlich nur einen einfach feinkörnigen Inhalt, der auf Osmiumsäurezusatz keine Farbenreaction giebt; dem entsprechend erscheint der Lymphraum leer. Mit dem Auftreten der ersten feinen durch Osmium schwarz gefärbten Körnchen in den Ganglien stellen sich gleich feine Molekel in den Lymphräumen ein; einzelne kleine Körnchen ballen sich anscheinend nach und nach zu immer grösseren Klumpen zusammen und überragen dann allerdings die in den Ganglien liegenden an Grösse oft bedeutend. Im Alter kann also in Bezug auf die Grösse der Körnchen der anfangs vollständige Parallelismus schwinden. In manchen Fällen, besonders beim Menschen, sind die in den Ganglienzellen gelegenen Massen, deren normales Vorkommen ebenfalls von Westphal gegenüber Meschede[2]) betont wird, fast ebenso grobkörnig als der grösste Theil der in den Lymphräumen gelegenen.

Ein weiterer Beweis für die Abhängigkeit der in den Lymphscheiden gelegenen Massen von den in den Ganglien befindlichen wird durch die Lymphscheiden der Retina geliefert. In dieser Membran fand sich bei den von mir untersuchten Thieren kaum eine Andeutung von Molekeln in den Ganglien; entsprechend sah man auch nur

1) Archiv für Psychiatrie. Bd. I. p. 67.

2) Virchow's Archiv. 34. p. 81.

minimale Mengen in den Lymphscheiden. Ferner kann man andere Wirbelthier-Klassen, z. B. Fische, heranziehen; die von mir untersuchten Thiere (Pleuronectes solea) hatten sehr gut ausgebildete Lymphscheiden, aber nur wenige Körnchen darin entsprechend der Beschaffenheit der Ganglienzellen.

Endlich lassen sich auch noch pathologische Befunde verwerthen. Unter den von L. Meyer[1]) angegebenen Fällen von Geisteskranken, die nicht an Dementia paralytica litten, fanden sich zwei (Fall 26 und 28), deren Ganglienzellen ohne Fett und Pigment mit vielen Vacuolen versehen waren; entsprechend fanden sich keine Körnchen in den Gefässen. Beide Fälle demonstriren auch sehr deutlich, dass der Fettgehalt des Körpers im Allgemeinen nicht im Zusammenhange mit diesen Anhäufungen steht, da im Fall 26 ein exquisites Schwinden des Fettpolsters constatirt wurde, während im Fall 28 der Panniculus adiposus gut entwickelt war. So scheint also diese Lymphscheide zum Theil bestimmt, das in den Ganglien aufgehäufte Fett resp. Pigment fortzuschaffen; dem entsprechend findet man dasselbe auch in der Cerobrospinalflüssigkeit wieder[2]).

Wenn nun durch die oben angeführten Beobachtungen als bewiesen anzunehmen ist, dass die sogenannte Gefässadventitia die Wandung eines vollständigen Lymphgefässnetzes repräsentirt, so ist damit doch noch nicht gesagt, dass das von His als Lymphraum angesehene Spatium zwischen Lymphscheide und Gehirnsubstanz im Leben nicht als Raum existire. Die Thatsache, dass rundliche Körperchen, die mit mehr oder weniger Recht als Lymphkörperchen bezeichnet werden, hier ebenso wie im epicerebralen Raume und in den für die Ganglienzellen bestimmten Vacuolen vorkommen, ist gar nicht wegzuläugnen, und zwar finden sie sich schon, wenn innerhalb der engen Lymphscheide bei jugendlichen Individuen nur feine Körnchen vorkommen und keine kernhaltigen Körperchen. Dies Factum mahnt doch dringend zur Vorsicht bei Constatirung von Kunstproducten. Räume müssen jedenfalls hier vorhanden sein,

---

1) Archiv für Psychiatrie. III. 1872. p. 1.

2) Bei einem darauf untersuchten Rindsembryo von 17 Ctm. Länge ging dagegen ein kolossaler Transport von Fetttröpfchen durch die Gefässe des Gehirns selbst, deren Lymphscheiden noch nicht deutlich kenntlich waren, ebenso durch die Gefässe der Pia, während die Gefässe des Mesenteriums frei von Fett waren.

durch die Lymphe passiren kann, vorausgesetzt, dass die darin vorkommenden rundlichen Körperchen wirklich identisch sind mit Lymphkörperchen. Eine freie Communication aller dieser Räume mit einander so, dass Injectionsflüssigkeit selbst bis in die unmittelbare Umgebung der Ganglien (Obersteiner) vordringt, braucht man bei der Wanderungsfähigkeit der Lymphkörperchen ja gar nicht anzunehmen. Sie drängen sich durch das Gewebe auch auf nicht präformirten Wegen und lagern sich ab wo Platz ist, d. h. um Ganglienzellen ebenso wie um Lymphscheiden.

Schliesslich erfülle ich eine angenehme Pflicht, wenn ich Herrn Prof. Merkel, dem alle für diese Arbeit nöthigen Präparate zur Prüfung vorlagen, meinen besten Dank für die freundliche Unterstützung bei derselben ausspreche.

Rostock, im August 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV. Fig. 5—9.

5) Kleine Gehirnarterie; Endothel der Adventitia durch Arg. nitr. dargestellt.

6) Isolationspräparat. Lymphscheide in Verbindung mit Bindegewebszellen.

7) Schnittpräparat aus dem Grosshirnmark des Menschen; dieselben Zellen.

8) Einfache Lymphanastomose mit eingelagerten Körnchen. Injicirte Blutgefässe dunkel schraffirt.

9) Kleiner Plexus von Lymphgefässen. Injicirte Blutgefässe dunkel schraffirt.

Kittschichten in den Wandungen der Gefässe.

Von

Dr. Albert Adamkiewicz,

Assistent am physiologischen Institut zu Königsberg i. Pr.

(Hierzu Tafel XV, Fig. 10 und 11.)

Werden einem frisch getödteten Kaninchen entnommene Stücke von Arterien oder Venen mit einer Lösung von salpetersaurem Silber in der üblichen Weise nach v. Recklinghausen[1]) behandelt, so tritt der Regel nach auf der Innenfläche der Gefässe unter dem bekannten Mosaik der Endothelien noch ein zweites Lager brauner Silberlinien auf. — Sie durchziehen als dicht gedrängte Streifen die Gefässwand in der Tiefe und heben sich um so schärfer gegen die Zeichnung der Endothelien ab, als sie deren zur Gefässaxe längsgestellten ovalen Felder fast rechtwinkelig kreuzen. Die grosse Mannichfaltigkeit ihrer Configuration gestattet sie nur als unvollkommene, regellose und langmaschige Netze zu beschreiben, die durch eine spitzwinkelige Verzweigung der braunen Stränge entstehen, und sehr schmalen, langgedehnten und unregelmässig begrenzten Querzonen zwischen ihren dunkeln Einfassungen Raum lassen.

An den grossen Gefässen lassen sich diese Zeichnungen meistens leicht und mit grosser Sicherheit hervorrufen; in den kleineren sieht man sie weniger vollkommen und zuweilen nur in schwer nachweisbaren Bruchstücken, die sich durch ihren eigenthümlichen Glanz

1) Die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe. Berlin 1862. S. 11.

und durch ihr Lichtbrechungsvermögen dem Auge verrathen. Denn es pflegen dunkle Contouren die Silberstränge zu beiden Seiten mit grosser Schärfe gegen die Umgebung abzusetzen und dadurch deren centralen Theil auf das deutlichste hervorzuheben, der bei einer bestimmten Einstellung des Mikroskops als eine glänzend helle Linie zwischen schwarzen Begrenzungen erscheint.

Ueber die Lage dieser Silbernetze geben Zerzupfungspräparate grösserer Arterien sichere Auskunft. Hat man die Endothelien von ihrer Innenwand abgestreift, so sieht man die durch das Silbersalz nur selten bräunlich gefärbte gefensterte Haut mit ihren zahlreichen Lücken frei hervortreten. Sie bildet fast regelmässig zur Richtung des Gefässes parallel verlaufende, mehr oder weniger breite Wülste, deren Rücken dem Lumen des Gefässes zugekehrt sind und die gegen die Muscularis hin muldenförmig ausgebauchten Membranzonen als seitliche Begrenzungen dienen. Liegt sie in grösserer Ausdehnung unter dem Mikroskop, so zeigt sie hier und dort Risse, die nie anders als in querer Richtung die Continuität der elastischen Innenhaut unterbrechen. Durch die Lücken und Risse hindurch treten die quergestellten Elemente der Media zu Tage, die undeutlicher auch durch die intacte Membran hindurchschimmern.

Gerade zwischen beiden, der Tunica muscularis und der Membrana fenestrata befindet sich das Couvolut der beschriebenen Silbernetze. Es macht zuweilen den Eindruck, als wären sie Verdickungen an der der Muscularis zugewandten Seite dieser Membran. Doch folgen sie den nach vorn gebuchteten Wülsten, die dieselbe bildet, für gewöhnlich nicht, und documentiren noch dadurch ihre Unabhängigkeit von der elastischen Haut, dass sie durch deren Lücken und Rissstellen frei und scharf hervortreten.

Besonders instructiv sind Bilder, in denen die Media in grösserer Ausbreitung gewissermassen das Podium bildet, auf dem die übrigen Gebilde in schöner Isolation und klarer Anordnung nebeneinander ruhen. (Vgl. Taf. XV, Fig. 10.) Die elastische Membran liegt dann mit ihren Wülsten, Lücken und Rissen, meist an den Rändern zierlich eingerollt, auf der Media locker auf, und die welligen Silberstreifen treten unter den scharf begrenzten Rändern jener Membran hervor, um fast isolirt auf dem Muskellager zu endigen.

Das zarte Netz, das in den Venen die elastische Innenhaut vertritt, entzieht ihren Bildern eine gleiche Schärfe und Klarheit.

Nach längerem Aufenthalt der Präparate in Glycerin gewinnen die Silberstränge eine grosse Widerstandsfähigkeit gegen chemische Reagentien. Die Isolation derselben wird dadurch wesentlich erleichtert, da sie nun selbst durch Essig- und Schwefelsäure unterstützt werden kann, die die übrigen Gewebe schnell aufhellen und zerstören. Sie stellen sich dann als sehr breite und dicke Fäden einzeln und in ganzen Büscheln dar (vgl. Taf. XV, Fig. 11[1]), die durch die Unregelmässigkeit ihrer Contour, die Unbeständigkeit ihrer Gestaltung und die Tiefe ihrer Silberfärbung einen gewissen Gegensatz zu elastischen Elementen darbieten, während sie sich von den feinen glatten und unverzweigten Silberstrichen der Media, den Niederschlägen in der Kittsubstanz der glatten Muskeln (v. Recklinghausen), durch ihre Isolirbarkeit, Stärke und Anordnung unterscheiden. Ihnen fehlt die Präcision der Form, die den präformirten Gebilden eigen ist, und das mangelnde Gleichmass in ihrer ganzen Erscheinung trägt das Gepräge ihrer zufälligen Entstehung an sich. Die Art derselben lässt sich aus der Natur ihrer Substanz leicht erschliessen. Und da dieselbe trotz ihrer grossen Widerstandsfähigkeit gegen Essig-, Schwefel- und Salzsäure sich in Ammoniak und unterschwefligsaurem Natron leicht löst und dadurch ihren albuminösen Charakter verräth, so muss sich jene als das Product von Gerinnungen nothwendigerweise ergeben, die das Silbersalz in einer eiweissartigen, wahrscheinlich als Kitt die elastische Membran mit der ihr benachbarten Media verklebenden, Schicht erzeugt hat. Der Tiefenwirkung des Salzes kann dabei die elastische Haut keine Grenzen setzen. Wies ja doch Schweigger-Seidel[2]) darauf hin, dass dies selbst die dicke Tunica propria testis nicht vermag, durch welche hindurch auf deren Inhalt der Einfluss des Silbers in keiner Weise gestört wird. Die grosse Beständigkeit in der Querstellung jener Silberalbuminfäden aber muss sich aus der natürlichen Tendenz ausgeschnittener Gefässe, sich vorzüglich der Länge nach zu verkürzen, leicht erklären. Denn die durch sie erzeugte Querfaltung der mittleren Gefässhaut bestimmt unbedingt die Lagerung der coagulirenden Schichten. Es lässt sich dieser causale Zusammenhang dadurch unmittelbar beweisen, dass

---

1) Isolirte Silberstränge bei stärkerer Vergrösserung.

2) Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig vom Jahr 1866. Seite 165.

man das frisch mit Silber imbibirte Gewebe in wasserarmem Weingeist stark schrumpfen lässt. So mannichfaltig unter diesen Bedingungen die Gefässmembranen verzerrt werden, so vielgestaltig werden die Gerinnungsfiguren, die nun in der Gefässwand sich zeigen.

Natur und Charakter der beschriebenen Silberbilder sind in mehrfacher Beziehung einer Beachtung wohl werth. Wie sie einerseits für manche zuweilen schwer verdächtigte[1]) Eigenthümlichkeit und Inconstanz in der Wirkung der Silbermethode das materielle Substrat kennen lehrt, so zeigt sie anderseits doch auch, dass einfache Producte der Gerinnung in Form und Anordnung in hohem Grade beständig sein können. Vor Allem aber stellen sie die Existenz albuminöser Schichten fest, denen wahrscheinlich die Function eines Kittes in derselben Weise zwischen ganzen Gewebslagern zukommt, wie sie zwischen den Gewebselementen, den Zellen, jenem eiweissartigen Bindemittel eigen ist, das beispielsweise Kölliker, Moleschott und Reichert in den Interstitien der glatten Muskeln und Rollett zwischen den Fibrillen des Bindegewebes dargestellt haben.

Auf die Gegenwart einer dünnen Eiweissschicht unter den Endothelien der serösen Häute hat bereits vor mehreren Jahren Schweigger-Seidel[2]) aufmerksam gemacht. Auch unter denen der Blut- und Lymphgefässe ist eine Schicht nachweisbar, die unter der Einwirkung des Silbers sich bräunt und in mannichfaltigen Formen gerinnt, die die Reactionen des Silberalbumin zeigt und sich leicht frei darstellen lässt, wenn die Endothelzellen selbst durch Essigsäure und vorsichtige Anwendung des Ammoniak zerstört und fortgeschwemmt werden. Diese Schicht scheint jedoch noch eine höhere Bedeutung neben der eines einfachen Kittes zu besitzen. Wahrscheinlich muss sie im Sinne Tourneux's[3]) auch als ein protoplasmatisches Keimlager aufgefasst werden, aus dem erst die Endothelplatten hervorgehen.

---

1) Vgl. Adler: Zeitschrift für rationelle Med. Bd. XXI. S. 160. Federn: Sitzungsberichte der Wiener Akademie. 1866. S. 468. Harpeck, Hartmann: Du Bois' und Reichert's Archiv. 1866. S. 222 und 235. Robinski, Feltz: Robin's Journal de l'Anat. etc. 1869. S. 184 und 1870. Seite 71.

2) L. c. S. 165.

3) Robin's Journal de l'Anat. etc. 1874. p. 68.

Königsberg, Februar 1874.

Hyalonema Sieboldi Gray.

Von

Dr. H. Küstermann

aus Lübeck.

(Hierzu Tafel XVI.)

Das naturhistorische Museum in Lübeck erhielt vor kurzem vier Exemplare Hyalonema Sieboldi von der Insel Enosima bei Jokohoma, welche mir geeignet erscheinen, einen neuen Lichtstrahl auf die noch nicht bis zu allseitiger Anerkennung aufgeklärte Entstehungsweise und Verwandtschaft dieses wunderbaren Gebildes zu werfen.

Der ganze Schwammkörper ist leider an keinem unserer Exemplare erhalten, wohl aber zeigen drei mit einer lederartigen Polypenrinde überzogene Individuen an ihrem zugespitzten Ende zwischen den langen Kieselfäden einen Filz von zarten Kieselnadeln, die auf ein früheres Vorhandensein des Schwammes schliessen lassen.

Das vierte Exemplar ist ohne Polypenüberzug und an seinem verjüngten Ende auf künstliche Weise zusammengehalten durch spiralige Umwicklung mit häutigen Pflanzengebilden, die im Wasser gallertartig aufquellen und sich durch ihre mehrschichtige feinzellige Structur als zur Gattung Ulva L. gehörig ausweisen.

Unter den drei mit Polypenrinde versehenen Hyalonemen sind nun wiederum zwei, welche durch einen beachtenswerthen Zufall schon bei makroskopischer Besichtigung die Ueberzeugung aufdrängen, dass die langen in lockerer Spirale gewundenen Kieselfäden das Primäre sind, womit die mit Polypenköpfchen besetzte Rinde in durchaus keinem organischen Zusammenhange steht. Diese

tragen nämlich ziemlich am Ende des Polypenüberzuges jede ein Haifischei, welches mit seinen langen Haftfäden den Kieselstrang umwindet und zwar so, dass die Eifäden den Kieselnadeln direct aufliegen. Bei dem Exemplare, welches Fig. 1 in $^1/_3$ der natürlichen Grösse darstellt, setzt sich die Polypenrinde, welche oberhalb der Eifadenspirale eine geschlossene Röhre um den Kieselstrang bildet, nur an einer Seite über die Eifäden fort (Fig. 2, natürliche Grösse), an einer Stelle (Fig. 2a) eine nur 1 Millim. breite Brücke über den etwa 2 Millim. weiten Abstand zwischen zwei Eifadenumwindungen bildend, ein andermal (Fig. 2b), eine etwas abstehende Eifadenkrümmung von allen Seiten umhüllend, um dann unterhalb des Haifischeies (Fig. 2c) wieder zu einer den Kieselstrang allseitig umschliessenden Manschette zusammenzufliessen. Während die Polypenrinde ober- und unterhalb der Eifadenspirale mit wohl entwickelten Köpfchen dicht besetzt ist, sind auf der sich über die Fäden hinziehenden Partie nur ein paar kümmerliche, kaum vorragende Köpfchen zu bemerken.

Bei dem andern Exemplare wulstet sich die Polypenrinde vor den hier dichter aneinanderliegenden Eifadenumwindungen auf, um sie nur an einer Stelle zu überwallen, ohne sich jedoch unterhalb derselben wieder zu einer den Kieselstrang umschliessenden Röhre zu erweitern.

Wie diese Erscheinungen nach der noch 1866 von Gray aufrechterhaltenen Theorie[1]), wonach der Kieselstrang Axe und Product des Polypenüberzuges sein soll, zu erklären sei, scheint mir unerfindlich.

Unser viertes, künstlich zusammengehaltenes Exemplar führt zu einem Aufschluss über den auf den ersten Blick befremdenden Umstand, dass fast alle[2]) nach Europa gebrachten Hyalonemen mit einer mehr oder weniger vollständigen Polypenrinde überzogen sind. Diese ist nämlich das Mittel, wodurch die unter sich keinen Zusammenhalt habenden langen Kieselfäden vor dem Zerfallen bewahrt bleiben. Noch lebende Exemplare werden durch den Schwamm-

---

1) Vergl. Ueber Hyalonema von Max Schultze. Archiv für mikroskopische Anatomie, III. Bd. 1867. p. 206.

2) M. Schultze vermisste den Polypenüberzug an drei der Leydener Exemplare. M. Schultze, Die Hyalonemen, Bonn 1860. p. 6.

körper, dessen Spuren nie fehlen, an einem Ende zusammengehalten[1]). Abgestorbene dagegen werden bald in einzelne Fäden zerfallen; es sei denn, dass sie durch den parasitischen Polypen mit einem Verbande umgeben wurden, oder dass die mit dem Zerfallen drohenden Exemplare durch künstliche Umwicklung eine verkäufliche Form erhielten. Grund genug, dass fast alle in den Handel kommenden Hyalonemen einen Polypenüberzug haben, während vielleicht den meisten noch auf dem Meeresgrunde befindlichen Individuen solcher Ueberzug fehlt.

Die mikroskopische Untersuchung unserer Hyalonemen war im ganzen nur eine Bestätigung des von M. Schultze in seiner trefflichen Monographie bereits durch Wort und Bild bekannt gemachten. Nur auf folgende Punkte glaube ich noch aufmerksam machen zu sollen:

Während M. Schultze an den von ihm untersuchten Exemplaren die Spitzen an beiden Enden der langen Kieselfäden stets abgebrochen fand[2]), fielen mir gleich bei Durchmusterung der Baumwolle, in welche unsere Hyalonemen in Japan verpackt worden waren, durch Zufall einige Nadelsegmente in die Hand, die sich durch ihren characteristischen Häckchenbesatz als Endstücke von langen Kieselfäden zu erkennen gaben, und zwar als letzte Spitzen des dem Schwammkörper gegenüberliegenden Endes. Später entdeckte ich auch inmitten des besterhaltendsten Kieselstranges noch einige bis zum äussersten Ende unversehrte Nadeln, wodurch sich offenbarte, dass die besprochenen Nadeln an dem freien Ende nicht, wie M. Schultze am angeführten Orte vermuthet, in eine feine Spitze auslaufen, sondern mit einem Knöpfchen enden (Fig. 3. $^{250}/_{1}$), welches an der der Nadel zugekehrten Seite die Rudimente von wahrscheinlich vier Ankerspitzen erkennen lässt.

Dicht vor dem Ankerknöpfchen hat die abgebildete Nadel einen Durchmesser von 0,04 Mm., während der grösste Durchmesser des Ankers 0,085 Mm. beträgt. Der Centralkanal, oder nach Kölliker[3]) besser Centralfaden, hört 0,019 Mm. vor dem Ende der Nadel auf

1) Auf solche Weise scheint das von M. Schultze in seiner oben citirten Monographie p. 8 beschriebene und Tafel I abgebildete Exemplar vor dem Auseinanderfallen geschützt zu sein.

2) Die Hyalonemen. p. 13.

3) Kölliker, Icones histiologicae. I. Abth. p. 59.

und trägt kurz vor seinem Ende ein rechtwinkliges Fadenkreuz, dessen vier Arme circa 0,003 Mm. lang sind.

Wenn irgend etwas, so scheint mir diese Beobachtung für die nahe Verwandtschaft von Hyalonema Sieboldi und Euplectella aspergillum zu sprechen; denn auch diese läuft in einen Schopf langer Kieselnadeln aus, die ebenfalls eine Strecke vor ihrem Ende mit Widerhäckchen besetzt sind und als Endapparat einen Anker tragen, der sich von dem des Hyalonema nur durch die Sechszahl seiner schlankeren Arme und das dreiaxige Fadenkreuz unterscheidet. Das andere Ende der langen Kieselnadeln, welches oft noch vom Schwammkörper eingehüllt gefunden wurde, war auch bei unsern Hyalonemen stets abgebrochen.

Bei der auf diesen Punkt gerichteten Untersuchung entdeckte ich einen langen Kieselfaden, der sich etwa 50 Mm. vor seinem zugespitzten Ende gabelt. Interessant ist die Stelle kurz vor der Gabelung, wo statt des einen Centralfadens zwei unter sehr spitzem Winkel auseinander laufende Fäden auftreten (Fig. 4).

Es macht diese Stelle den Eindruck, als ob mit der abgebrochenen Spitze einer langen Nadel seitlich mehrere sehr kleine sternförmige und vorn zwei stabförmige Nadeln verschmolzen wären, die dann später mit der ursprünglichen Nadel noch durch mehrere gemeinsame Verdickungsschichten überzogen wurden. Der Vergleich mit der Pfropfstelle eines Baumastes liegt um so näher, als auch der Verlauf der Schichtungslinien lebhaft an die Figuren erinnert, welche die Jahresringe auf einem ästigen Brette bilden.

Eine Unterbrechung des Centralfadens fand ich auch noch bei einer andern langen Kieselnadel mehr in der Mitte derselben (Fig. 5), in welcher neben dem zur Seite gebogenen einen Fadenende zwei andere Fäden anfangen, von denen aber der eine alsbald wieder aufhört.

Vielleicht könnten die beiden besprochenen von mir in Canadabalsam aufbewahrten Präparate in den Händen eines geschickteren Beobachters einen Beitrag zur Bildungsgeschichte der Kieselnadeln liefern, wozu auch die mannigfaltigen Missbildungen geeignet sein dürften, die ich an den kleinen kreuz- und sternförmigen Nadeln in den Resten des Schwammkörpers zu bemerken Gelegenheit hatte.

Verschmelzung ursprünglich selbstständiger Kieselgebilde durch später an- und zwischengelagerte Kieselsubstanz findet auch in andern Spongien statt. Ich habe solche häufig in dem sogenannten

Flickgewebe von Euplectella aspergillum beobachtet. G. O. Sars sagt über solche Verkittung mehrerer Nadeln in den Stämmen und Zweigen der seltsamen und zugleich seltenen Cladorhiza abyssicola M. Sars, die bei den Lofoten aus einer Tiefe von 300 Faden heraufgeholt wurde[1]):

»Closer investigation shews that the whole sponge is supported, and receives its form by means of numerous very long siliceous spicula of the form called by Bowerbank fusiformi-acuate, which lie longitudinally close together, and are united with each other by a cementing substance in close and solid fascicles.«

In derselben Schrift lese ich auch die Beschreibung von Hyalonema longissimum M. Sars, welches bei den Lofoten nicht selten in einer Tiefe von 120—300 Faden gefischt wird, in deren Einleitung Sars von einem Hyalonema boreale spricht, dessen nahe Verwandtschaft mit Hyalonema Sieboldi aus Japan Professor Lovén gezeigt und durch deren Bekanntmachung derselbe die zahlreichen Missverständnisse über die Natur des letzteren vollständig berichtigt habe. Leider war mir Lovén's hierauf bezügliche Schrift nicht zugänglich, doch möchte ich auf die Gefahr hin, bereits besser Gesagtes zu wiederholen, eine Bemerkung nicht unterdrücken, zu welcher die Vergleichung von Hyalonema longissimum mit Hyalonema Sieboldi auffordert. Wenn es mir auch etwas gewagt erscheint, die beiden obengenannten Schwämme unter einem Gattungsbegriff zusammenzufassen, so ist doch auf jeden Fall die Familienverwandtschaft derselben eine so nahe, dass es gerechtfertigt erscheint, unsere Vorstellung von dem einen durch Vergleiche mit dem andern zu ergänzen und zu berichtigen. Dies zugegeben, müssen wir die Ausdrücke »oben« und »unten«, wie sie bisher auf Hyalonema Sieboldi angewandt wurden, vertauschen. Der Schwammkörper ist das obere freischwimmende Ende des Hyalonema, während sich die entgegengesetzten Enden der langen Glasfäden mit ihren Häckchen und Ankern unten am Meeresgrunde festnestelten. Dies lehrt eine Betrachtung der Figuren 6 und 7.

Figur 6 ist eine Copie der Abbildung von Hyalonema longissimum aus der citirten Schrift von Sars. Fig. 7 zeigt uns ein

---

1) On some remarkable forms of animal life from the great deeps off the Norwegian coast by G. O. Sars. Christiania 1872. p. 66.

H. Sieboldi des Leidener Museums nach der Zeichnung von M. Schultze[1]) in 1/3 natürlicher Grösse.

H. longissimum war mit dem unteren Stielende am Boden befestigt und kehrte die konisch ausgestülpte Ausflussöffnung (osculum) nach oben. Ebenso verankert sich Euplectella aspergillum mit ihrem Haarschopfe im Meeresgrunde und zeigt mit der Siebplatte nach oben.

Wie sollte dies bei H. Sieboldi umgekehrt sein, dessen abgestutztes Schwammende ebenfalls grössere mit dem Innern communicirende Ausflussöffnungen aufweist, von denen nicht anzunehmen ist, dass sie dem Boden aufgesessen haben.

Für diese Annahme spricht auch der Umstand, dass der Schwerpunkt des Kieselschopfes, dessen spec. Gewicht grösser als 1 ist, bedeutend mehr nach dem mit Ankern ausgerüsteten Ende hinliegt, als nach dem Schwammkörper, welcher gewiss kaum ein ebenso hohes spec. Gewicht als die Kieselsubstanz besass. Wie aber ist die aus Fig. 1 und 2 ersichtliche Richtung der Haifischeier an unsern Hyalonemen mit meiner Ansicht über das Oben und Unten desselben in Einklang zu bringen? Anfänglich war ich nach einem Versuche mit einer getrockneten Selarchiereischale, welche mehrere Tage in gewöhnlichem Wasser schwimmend blieb, geneigt, die Aufwärtskrümmung der Eier durch den Auftrieb des Wassers zu erklären.

Da machte mir aber Herr Dr. Dorner die gütige Mittheilung, dass nach seinen Erfahrungen im Hamburger Aquarium die Haifischeihülsen auch nach dem Ausschlüpfen der Jungen unverändert an ihrer Stelle hängen bleiben, also specifisch schwerer sind, als Seewasser. Die Windung der Eifäden von oben nach unten ist allerdings solchem specifischen Gewichte entsprechend; wie es aber zugeht, dass die Eier selbst nach oben gebogen sind, bleibt unerklärt, man müsste denn annehmen, dass sie beim Umfallen des absterbenden Hyalonema ihre Aufwärtskrümmung erhalten hätten.

Hoffentlich gelingt es, diesem Wunsche möchte ich zum Schluss noch Ausdruck geben, Herrn Peacock in Jokohama, dem unser Museum seine schönen Hyalonemen verdankt, durch Uebersendung eines Spiritusexemplares, die endliche Feststellung der Naturgeschichte des interessanten Thieres zu ermöglichen.

---

1) M. Schultze, Die Hyalonemen. Taf. II. Fig. 2.

Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden.

Von

E. Neumann,

Prof. in Königsberg i. Pr.

(Hierzu Taf. XVII.)

1. Die Entwicklungsvorgänge bei Rana temporaria[1]).

Die reifen Samenfäden unseres braunen Grasfrosches stellen sich bekanntlich als äusserst zarte, an beiden Enden zugespitzte Nadeln dar, an welchen man leicht einen hinteren fadenförmigen, oft etwas eingebogenen und geschlängelten und einen vorderen, etwas dickeren, zugleich starreren und stärker glänzenden Theil unterscheidet. Beide Theile, gewöhnlich als Schwanz und Kopf unterschieden, scheinen, im frischen Zustande untersucht, ohne auffällig markirte Grenze ineinander überzugehen, dennoch lässt sich bei genauerer Betrachtung aus der Differenz des Durchmessers und des Lichtglanzes der Punkt bestimmen, wo die Verbindungsstelle beider sich befindet und es lässt sich ferner constatiren, dass die scharfe vordere Spitze des Kopfes sich in Etwas von dem übrigen cylindrischen Theile desselben unterscheidet, sie ist blasser, nicht so stark glänzend und häufig in verschiedenen Winkeln von ihm abgebogen und leicht hakenförmig gekrümmt. Zuhülfenahme von Reagentien verschafft uns in der That die Ueberzeugung, dass die Samenfäden der Rana temporanea dieselbe dreifache Gliederung in ihrer Structur besitzen, wie sie Schweigger-Seidel[2]) für eine grössere Zahl von

1) Vergleiche meine vorläufige Mittheilung im Centralbl. f. medizin. Wissenschaft. 1868. Nr. 24.

2) Schweigger-Seidel über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. I p. 309.

Wirbelthieren nachgewiesen und als allgemeingültiges Gesetz abstrahirt hatte, auch sie bestehen, um mich der bekannten Terminologie des genannten Forschers zu bedienen, aus einem Kopf, einem Mittelstücke und einem Schwanz, wobei allerdings zu bemerken, dass das Verhältniss dieser drei Theile zu einander ein wesentlich anderes ist, als es Schweigger-Seidel für Rana esculenta angegeben hat.

Da es bisher andern Untersuchern nicht geglückt zu sein scheint, die erwähnte Zusammensetzung an den Samenfäden unserer Froschspecies warzunehmen (Schweigger-Seidel selbst erwähnt sie nicht), so muss ich anführen, dass ich ein gutes Mittel, um die drei Abschnitte auf's schärfste gesondert hervortreten zu lassen, in einer dünnen wässrigen Haematoxylin-Lösung (bereitet durch Mischung einer Solutio Extr. Campechiani mit Alaunlösung), welche ich dem frischen Sperma auf dem Objectglase zufüge, gefunden habe. Der Vortheil, den dieselbe darbietet, ist ein doppelter: 1) färbt dieselbe ausschliesslich das Mittelstück und zwar mit grosser Leichtigkeit, so dass dasselbe in wenigen Minuten eine intensiv blaue Farbe annimmt und 2) quillt das Mittelstück dabei zu einem cylindrischen oder walzenförmigen Körper von 0,002 bis 0,003 Mm. Durchmesser auf, während es ursprünglich eine kaum messbare Dicke besitzt; zugleich verliert es seinen Glanz, seine Contouren werden blass und gewöhnlich geht es aus der gestreckten Form in eine geschlängelte über, indem es unter Bildung zahlreicher wellenförmiger Biegungen und Knickungen gleichsam zusammenschnurrt und sich natürlich alsdann verkürzt. Die ungefärbt bleibenden und keine Spur von Quellung zeigenden Endstücke, Kopf und Schwanz, zeichnen sich nunmehr, gerade umgekehrt wie in natürlichem Zustande, durch einen etwas stärkeren Glanz und schärfere Umrisse vor dem blassen, gequollenen Mittelstücke aus, an dessen kolbig abgerundeten Enden sie sich inseriren, der Kopf als kurzer, leicht gekrümmter spitzer Haken, der Schwanz als dünner, gleichmässig breiter, meist hie und da geknickter Faden. Die Verbindungslinie beider stellt die imaginäre Achse des gequollenen Mittelstückes dar. In dieser Umgestaltung bietet der Samenfaden das in Fig. 1 B dargestellte Bild dar, während Fig. 1A dem natürlichen Zustande entspricht[1]).

Was nun die Längenverhältnisse der drei Abschnitte betrifft, so zeigt sich in der starken Entwicklung des Mittelstückes auf

1) Es sei hier noch bemerkt, dass das Anilin-Roth in Bezug auf Färbung des Mittelstückes dieselben Dienste leistet, wie das Haematoxylin.

Kosten des Kopfes ein auffälliger Contrast zu den Samenfäden der Rana esculenta, bei welchen das Mittelstück einen nur winzigen, zwischen Kopf und Schwanz eingeschalteten Theil darstellt. Folgende Zusammenstellung von Maassen, bei welcher ich für die letztere Species die Daten der citirten Abhandlung von Schweigger-Seidel entnehme, wird am besten den Unterschied zeigen:

	Kopf.	Mittelstück.	Schwanz.
R. esculenta	0,0140	0,0025	0,040
R. tempor.	0,0066	0,0330	0.045

Diese letzteren Maasse sind zwar keineswegs constant, indessen betreffen die Abweichungen, wie ich finde, fast ausschliesslich Mittelstück und Schwanz, welche ich selbst eine Länge von 0,048 resp. 0,06 erreichen sah, während der kleine Kopf jedenfalls nur innerhalb sehr enger Grenzen schwankt[1]).

Fragen wir nach der Bedeutung der einzelnen Theile der Samenfäden der R. temp., so ergiebt sich schon aus dem Gesagten hinreichend, auf wie grosse Schwierigkeiten die Deutung derselben im Sinne Schweigger-Seidel's stösst. Seine an den Samenfäden der Rana esculenta gemachten Beobachtungen haben denselben bekanntlich zu der Ansicht geführt, dass jeder Samenfaden eine eigenthümlich modificirte Zelle darstellt, indem das Köpfchen aus dem Zellkern, das Mittelstück aus der Zellsubstanz hervorgehen und der Schwanz einem Wimperhaar entsprechen soll. Die von Schweigger-Seidel für R. esculenta angegebenen Reaktionen der Samenfäden und ihrer verschiedenen Abschnitte würden mit dieser Auffassung allerdings in Einklang zu bringen sein, nicht so unsere Erfahrungen bei der R. temporanea. Abgesehen davon, dass der Kern der Bildungszellen der Samenfäden auf's Aeusserste verkümmert sein müsste, wenn er sich schliesslich auf das von mir als Kopf beschriebene kleine Häkchen reduciren sollte, welches an Dicke den Schwanz kaum übertrifft, so spricht namentlich der Umstand, dass das Haematoxylin, welches sonst alle Kerngebilde lebhaft färbt, den Kopf völlig farblos lässt, dagegen das Mittelstück stark imbibirt, gegen die Gleich-

1) Ankermann (Einiges über die Entwicklung und Bewegung der Samenfäden des Frosches. Zeitschr. f. wissensch. Zool. VIII. p. 129), der nur zwischen Kopf (Griff) und Schwanz unterscheidet, indem er, wie es bisher immer geschehen ist, das Mittelstück ersterem zurechnet, hat für dieselben Maassbestimmungen gegeben, welche offenbar auf einem Irrthum beruhen.

stellung des ersteren mit einem Zellkerne; viel eher liesse sich an die Möglichkeit denken, dass das Mittelstück den Zellkern repräsentirt, während das Köpfchen der Rest des Protoplasmas der Zelle wäre, so dass also beide Theile umgekehrt sich verhielten, wie bei R. escul., eine Möglichkeit, welche übrigens schon Schweigger-Seidel (l. c.) für die Samenfäden des Triton taeniatus andeutet. Von Entscheidung für die Auffassung der genannten Theile muss jedenfalls das sein, was uns das Studium der Entwicklung der Samenfäden lehrt.

Ohne mich auf genauere historische Angaben über ältere die Genese der Samenkörper betreffende Ansichten einzulassen, sei hier nur daran erinnert, dass Ankermann in seiner unter Leitung meines geehrten Collegen v. Wittich angefertigten Dissertation [1]) der Erste gewesen zu sein scheint, welcher die Entwicklung der einzelnen Samenfäden aus kernhaltigen Zellen ableitete (»der Kern wächst zum Griff (i. e. Kopf) aus und verlässt zum Theil die Zelle, während an dem anderen noch in der Zelle verbleibenden Ende desselben der Schwanz sich ansetzt«). In ganz ähnlicher Weise hat Schweigger-Seidel am Schluss seines erwähnten Aufsatzes den Vorgang der Entwicklung skizzirt, leider freilich ohne ausführlichere Mittheilung seiner betreffenden Beobachtungen: »im Samen, welcher dem Hoden entnommen, bemerkt man langgestreckte Zellen, in deren eines Ende sich der stäbchenförmige Kern eingelagert hat, während das andere zu einem Wimperhaar auswächst; die eigentliche Zellsubstanz schwindet bei der weiteren Ausbildung immer mehr, bis von ihr nur noch ein kleines, zwischen Wimperhaar und Kern eingeschobenes Stückchen (i. e. das Mittelstück) übrig bleibt.« Diesen, auf die Samenfäden der Rana escul. sich beziehenden Angaben der beiden genannten Autoren schliessen sich im Wesentlichen die neuern Resultate v. la Valette St. George's [2]) bei Rana temporaria an, auch hier sollen nach ihm die Samenkörper aus Zellen hervorgehen, »indem der Kern heller, länger und schmäler werdend in den dickeren Theil des Samenfadens übergeht, während der Faden, wenn auch

1) Ankermann de moturum et evolutione filorum spermaticorum Regimonti 1854. Vgl. auch Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie l. c.

2) v. la Valette St. George, Entwicklung der Samenkörperchen beim braunen Grasfrosch, Centralblatt für die medicinische Wissenschaft 1868. Nr. 40, sowie in Stricker's Gewebebelehre, Artikel „Hoden“.

schon frühe mit dem Kerne in Verbindung, aus der Zellsubstanz hervorgeht.« Von der Unterscheidung eines besonderen Mittelstückes ist bei v. la Valette St. George nicht die Rede, vielmehr geht aus seiner Darstellung und der beigefügten Abbildung (Stricker l. c. p. 541) deutlich hervor, dass er das von mir beschriebene wirkliche Mittelstück, d. h. den dickern Theil des Samenkörpers, für den Kopf gehalten, und dass er demnach, nach Analogie der Schweigger-Seidel'schen Angaben über Rana esculanta, an der Grenze zwischen diesem dickeren Theil und dem Schwanze nach dem Mittelstücke gesucht hat, wo denn auch die Abbildung einige Andeutungen davon zeigt.

Diesen Ansichten gegenüber ist von anderen Seiten her für die Entwicklung der Samenfäden beim Frosche ein besonderes Gewicht gelegt worden auf das leicht constatirbare Faktum, dass man innerhalb der Hoden sehr constant die Samenfäden zu Bündeln, oder richtiger gesagt, zu pinselartigen Büscheln vereinigt findet in der Art, dass sie mit ihren Köpfen in eine Protoplasma-Masse eingepflanzt erscheinen, während die Schwänze, wie die Haare eines Pinsels, entweder einfach auseinanderweichen, oder (und das ist der häufigste Fall) in nach aussen gekrümmtem Verlauf sich mit ihren Enden wieder einander nähern, so dass das ganze Büschel in der Mitte oder etwas unterhalb derselben spindelförmig ausgebauscht erscheint. Schon Remak[1]) erkannte, dass diesen Samenfädenbüscheln ausserdem ein grosser Zellenkern zukommt, der am Kopfende der Fäden seine Lage hat und er scheint dieselbe daher als Zellen zu deuten, innerhalb deren sich die Samenfäden gebildet hätten, ohne jedoch Näheres über den Bildungsmodus anzugeben. Später sind die Auffassungen der verschiedenen Untersucher in Betreff dieser Gebilde sehr auseinandergegangen. Ankermann (l. c.), der den Zellkern bei ihnen übersah, bezieht sie auf regressive Umbildungen, welche die Samenfäden im Falle der Nichtentleerung durch die Vasa efferentia im Hoden erleiden, er nimmt an, dass die Griffe der Samenfäden dabei einfach »durch eine von den Hohlräumen des Testikels abgesonderte glutinose Masse verklebt würden.« Bemerkenswerth sind die von ihm beschriebenen weiteren Stadien dieses angeblichen Rückbildungsprozesses, worauf ich später noch zurückkomme. Kölliker[2])

1) Remak, Ueber Eihüllen und Spermatozoen: Joh. Müller's Archiv 1854. p. 253.

2) Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. VII. p. 201.

protestirt gegen diese Ankermann'sche Rückbildungstheorie und restituirt vielmehr die Remak'sche Ansicht, dass es sich um einen Entwicklungsvorgang handelt: in Zellen, welche mit einer grösseren Zahl von Kernen versehen seien, sollen diese Kerne, mit Ausnahme eines unverändert zurückbleibenden, sich zu Samenfäden umbilden und diese alsdann in Form von Büscheln schliesslich aus der Zelle hervortreten, um später unter Umständen, im Zusammenhange mit der Zelle, aus der sie hervorgegangen, bleibend, eine Rückbildung zu erfahren. Ich selbst habe in meiner ersten vorläufigen Mittheilung bemerkt, dass ich diese Entstehungsweise der Samenfädenbüschel aus vielkernigen Mutterzellen nicht hätte constatiren können, sprach mich vielmehr dahin aus, dass sie einer partiellen Zerspaltung und Differenzirung des Zellprotoplasmas ihren Ursprung verdanken, und verglich sie mit den Cilien der Flimmerepithelien. v. la Valette St. George endlich erklärt das Zustandekommen der Spermatozoidenbüschel in der Weise, dass die kleinen Zellen, durch deren Metamorphose er, wie angegeben, die einzelnen Samenfäden entstehen lässt, immer in grosser Zahl zunächst in einer »Hodenkugel« eingeschlossen sind, welche ausser dieser Zellbrut noch einen oder mehrere Kerne enthält; nachdem die Membran dieser »Hodenkugel« geplatzt ist, würde alsdann das noch nicht verbrauchte Protoplasma derselben die Samenkörper im Bündel verkleben, an deren einem Ende man die Kerne eingelagert findet.

Ich gebe in Folgendem nunmehr eine ausführlichere Darstellung meiner Untersuchungen. Ich wählte zu denselben Frösche, welche in den ersten sonnigen Frühlingstagen aus ihren Schlupfwinkeln hervorgekommen, dem Begattungsgeschäft oblagen. Wenn sich gegen diese Wahl a priori bemerken liesse, dass in dieser Periode eine Entwicklung von Samenfäden sich nicht mehr erwarten liesse, dieselben vielmehr fertig gebildet nur ihrer Entleerung harrten, so wird dies durch die Beobachtung, wie wir sehen werden, keineswegs bestätigt, dieselbe führt uns Bilder vor, welche nur auf eine noch fortgehende Entwicklung neuer Samenfäden bezogen werden können. Die von mir angewandten Untersuchungsmethoden bezweckten theils eine Isolation der einzelnen Elemente, theils eine für die Schnittführung geeignete Erhärtung. Ersteres erreichte ich durch Maceration in dünnen Chromsäure-Lösungen oder Jodserum oder durch Einlegen in 1 % Ueberosmium-Säurelösungen; für die Erhärtung ist ebenfalls letztere Methode brauchbar, da der Hoden dabei in

24 Stunden eine für die Anfertigung feiner Schnitte sehr angenehme Consistenz gewinnt, während dies in Müller'scher Flüssigkeit viel langsamer, aber ebenfalls in einer die Structurverhältnisse vortrefflich conservirenden Weise gelingt.

Betrachten wir zunächst die durch Zerzupfen gewonnenen Isolationspräparate, so lassen sich, wie ich finde, zwei Kategorieen zelliger Gebilde, welche sich hauptsächlich durch die verschiedene Beschaffenheit ihrer Kerne unterscheiden, auseinanderhalten; die Kerne der einen sind annähernd rund, gross (im Durchmesser zwischen 0,013 bis 0,02 Mm. schwankend), und mit gleichfalls sehr grossem (0,002 bis 0,003 Mm.), glänzendem, meist einfachem, häufig aber auch mehrfachem Nucleolus versehen; die Kerne der andern sind länglich oval (durchschnittlich von 0,016 Mm. Länge und 0,005 Mm. Breite) und haben einen oder mehrere kleine punktartige Kernkörperchen. Was die zu diesen beiden Kernarten gehörigen Zellen betrifft, so ist die Form derselben im Allgemeinen der Kernform analog, zu den rundlichen Kernen gehören Zellen von annähernd kugliger Gestalt (Fig. 2), zu den länglichen Kernen Zellen, welche eine langausgezogene Spindelform besitzen (Fig. 3). Die ersteren haben runde oder etwas eckige Umrisse, welche den Kern nur in geringem Abstande umfassen, so dass letzterer demnach von einem schmalen und zwar blassen, seltener granulirten Protoplasma-Saum umgeben erscheint. Oft liegen diese Zellen zu 2, 3, 4 und mehr bisquit- oder semmelartig zusammen und bilden Zellketten oder sie setzen mehr rundliche Gruppen zusammen, von denen es mitunter schwer zu entscheiden ist, ob sie aus vollständig separirten Zellen bestehen oder vielmehr eine grössere Zelle mit mehreren Kernen darstellen. Sicher ist das Vorkommen letzterer ebensowohl als der Befund von Zellen mit grossen, in Theilung begriffenen (d. h. eingeschnürten) Kernen, so dass wir wohl annehmen dürfen, dass diese Zellen in einem lebhaften Proliferationsprozess sich befinden. Sie entsprechen offenbar den runden Hodenzellen der Säugethierhoden und wenn ich in meiner ersten vorläufigen Mittheilung dieselben mit den sogleich näher zu beschreibenden Zellen der zweiten Art in eine Entwicklungsreihe gebracht und sie als Vorbildungsstufen der letzteren betrachtet habe, so halte ich gegenwärtig eine solche Umbildung derselben nicht für wahrscheinlich; wenn auch beide Zellen vielleicht auf eine gemeinsame ursprüngliche Form zurückzuführen sind, so hat sich doch zu der Entwicklungsperiode, von der wir

handeln, bereits ein deutlicher, durch keine Uebergangsformen vermittelter Gegensatz zwischen ihnen differenzirt.

Für die Zellen mit länglichen ovalen Kernen will ich in Uebereinstimmung mit der von v. Ebner für die entsprechenden Zellen des Säugethierhodens gewählte Terminologie die Bezeichnung Spermatoblasten gebrauchen; die Berechtigung hierzu wird sich, wie ich hoffe, aus der Beschreibung von selbst ergeben. Abgesehen von dem in Bezug auf Grösse und Aussehen sehr constant bleibenden, nur geringen Schwankungen unterworfenen Kern ist die Beschaffenheit der Zellen selbst eine ausserordentlich variable und, wie es scheint, einer schnell vorschreitenden Entwicklung unterworfene. Es gelingt leicht, eine Reihe von Formen zu finden, von denen es kaum zweifelhaft sein dürfte, dass sie sich in folgender Weise chronologisch ordnen lassen:

1. Einfache Spindelzellen (Fig. 3a—d) von sehr verschiedenen Dimensionen, nicht selten erreichen sie eine ganz erstaunliche Länge von 0,35 Mm. und darüber, andere besitzen kaum den dritten oder vierten Theil dieser Ausdehnung, zwischen diesen Extremen sind alle Mittelglieder vertreten. Der ovale Kern liegt constant nicht in der Mitte der Zelle, sondern theilt dieselbe vielmehr in zwei ungleiche Abschnitte, einen kürzeren und zugleich schmäleren und einen längeren und zugleich breiteren. Der erstere bleibt in seiner Dicke immer gegen den Zellkern zurück und zieht sich meist in einen dünnen Faden aus, dessen Ende den Eindruck macht, als ob es abgerissen wäre, der entgegengesetzte Theil der Zelle ist meist etwas breiter als der Kern, namentlich in seiner Mitte, wo er meist etwas spindelförmig aufgetrieben ist, und spitzt sich gegen das Ende hin lanzettförmig zu, bisweilen ist aber auch er sehr schmal und von dem vordern Fortsatz in seinem Durchmesser nur wenig unterschieden; dieses letztere Verhältniss findet man namentlich an den ganz langen Zellen (Fig. 3d). Charakteristisch für diese Zellen ist ihre Neigung zur Ablagerung kleiner, hellbräunlicher, glänzender Fetttröpfchen, fast constant findet man solche in dem kürzeren Zellfortsatz, in dessen fadenförmigem Theil sie perlschnurartig aneinandergereiht erscheinen, während sie in der Nähe des Kernes unregelmässige Gruppen bilden; auch an der Basis des langen Fortsatzes bilden sie häufig grössere Haufen, so dass der Kern alsdann ringsum von ihnen umlagert ist. Dagegen bleibt der übrige Theil des breiten Fortsatzes stets frei von fettigen Einlagerungen.

2. Daneben finden sich sodann Zellen, welche, im Uebrigen von gleicher Beschaffenheit wie die ersterwähnten, dadurch von ihnen sich unterscheiden, dass der breite Fortsatz in seinem oberen Theile eine feine lineare Strichelung zeigt (Fig. 3e, f). Dieselbe erstreckt sich entweder über die ganze Breite dieses Fortsatzes oder nimmt nur einen Theil derselben ein; ferner beginnt sie erst in einer gewissen Entfernung vom Kerne. Betrachtet man die Striche genauer, so scheinen sie öfters aus linear aneinandergereihten Pünktchen zusammengesetzt. Je schärfer diese Strichelchen hervortreten, desto mehr nähern sich diese Zellen der dritten Form:

3. den bekannten Zellen, welche Büschel von Samenfäden tragen (Fig. 3g, h). Ueber die Vorgänge, durch welche die Differenzirung der vorhin nur als feine Striche angedeuteten Bildungen zu den vollständig ausgebildeten Spermatozoiden zu Stande kommt, lässt sich nur soviel sagen, dass man sehr gewöhnlich die langen Mittelstücke der Fäden in dem breitesten mittleren Theile des Zellfortsatzes bereits als glänzende, scharf gesonderte Stäbchen vorfindet, während die die Spitze des Fortsatzes einnehmenden Schwänze durch das hyalina Protoplasma noch verklebt sind und nur undeutlich sich markiren; erst später tritt die pinselförmige Zerspaltung der Spitze in die einzelnen Schwanzfäden ein. Das kurze, oben beschriebene zugespitzte Kopfstück habe ich an Samenfäden, welche noch im Zusammenhange mit ihrer Bildungszelle sich befinden, nicht deutlich unterscheiden können, die in das Protoplasma der Zellen eingepflanzten Mittelstücke gehen vielmehr ohne scharfe Abgrenzung, allmälig erblassend, in dasselbe über, als wenn sie mit ihm zusammenflössen. Sehr verschieden zeigt sich die Entfernung dieser Samenfädenbüschel von dem Zellkerne; neben Zellen, bei denen eine lange (bis 0,033 Mm.) schlanke Protoplasma-Säule die Verbindung herstellte (Fig. 3g), fanden sich andere, wo die Samenfäden mit ihren Kopfenden bis unmittelbar an den Kern stiessen, ja wohl selbst noch über denselben hinüber reichten, so dass derselbe zwischen ihnen eingeschoben erschien (Fig. 3h) (schon Remak l. c. giebt an, dass »die pfriemenförmigen Vorderenden der Samenfäden den Kern umgeben«). Das Zellprotoplasma zeigt übrigens auch bei diesen Zellen der dritten Kategorie, ebenso wie bei den Zellen ad 1 und 2, in der Umgebung des Kernes und in dem schmalen, dem Samenfädenbüschel abgewandten Zellfortsatz meist eine fettige Granulirung; der Kern selbst ist in Bezug auf Grösse und Form gleichfalls unverändert.

Als eine besondere Varietät der Spermatoblasten führe ich denn schliesslich noch diejenigen Formen an, wo nicht ein grösseres Bündel von Samenfäden in Verbindung mit der Zelle steht, sondern der breite Zellfortsatz nur einen einzelnen oder zwei, drei Samenfäden einschliesst, während der übrige Theil des Protoplasmas hyalin und homogen erscheint. Vor dem Irrthum, dass es sich hier nur um einzelne, den Zellen zufällig anheftende Fäden handelt, glaube ich mich genügend geschützt zu haben, und ich möchte diese Formen entweder auf eine nur partiell bleibende oder auf eine nur langsam vorschreitende, successive Differenzirung des Protoplasmas zu Samenfäden beziehen.

Gehen wir jetzt, um die Beschreibung zu vervollständigen, zur Betrachtung der natürlichen Zusammenfügung der geschilderten Zellen über, wie dieselbe sich auf Durchschnitten gehärteter Hoden ergiebt.

In meiner ersten vorläufigen Mittheilung hatte ich angegeben, dass die runden Zellen in einfacher oder mehrfacher Schicht der Wandung der Samenkanälchen anliegen, während die lang ausgezogenen Spindelzellen (mit oder ohne Samenfädenbüschel) den inneren Raum derselben einnehmen und mit ihren breiten, nach innen gerichteten Fortsätzen in der Achse der Kanälchen zusammenstossen. Diese Angabe muss ich in einem wesentlichen Punkte berichtigen. Die letzteren Zellen nämlich, die Spermatoblasten in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen, bilden nicht eine den runden Zellen nach innen hin aufgelagerte Zellschicht, was sich auch wegen ihrer Form schwer begreifen liesse, sondern sie schieben sich vielmehr mit ihren kürzeren, schmalen Fortsätzen, die nach aussen gerichtet sind, zwischen die mehrfach übereinander geschichteten runden Zellen ein und reichen mit denselben bis an die Wandung des Samenkanälchen heran, während sie nur mit ihren breiten Fortsätzen die runden Zellen nach innen hin überragen. Man erkennt an Osmium-Präparaten bei Betrachtung der Querschnitte der Samenkanälchen deutlich, dass jene durch die schwarz gefärbten Fetttröpfchen leicht kenntlichen schmalen Zellfortsätze gewissermassen den Fuss der Zellen bilden, mittelst dessen sie der bindegewebigen Umgrenzung der Kanälchen (eine isolirbare Tunica propria habe ich nicht darstellen können) aufsitzen und zwar in der Weise, dass derselbe sich an seiner Basis etwas verbreitert und sich zwischen die Rundzellen und die Wand einschiebt (Fig. 4). Es bestätigt sich somit hierdurch

die bereits oben ausgesprochene Vermuthung, dass an den Isolationspräparaten der kurzen Zellfortsätze immer von ihrer natürlichen Verbindung abgerissen sind, indem ihnen eben dieses kegelförmig verbreiterte Ende fehlt. Eine weitere Ergänzung und Bestätigung des Angegebenen ergeben die Flächenansichten der Samenschläuche (Fig. 5). Die runden (oder vielmehr rundlicheckigen) Zellen erscheinen an Stellen, wo Spermatoblasten sich befinden — und das ist in der ganzen Ausdehnung der Samenkanälchen bis zu ihrer Einmündung in das Netz der Ausführungsgänge der Fall mit einziger Ausnahme ihres der Oberfläche des Hodens zugekehrten Fundus — nicht unmittelbar aneinandergefügt, wie wir es bei Epithelien zu sehen gewohnt sind, sondern zwischen ihnen bleiben Lücken, die mit fettiggranulirtem Protoplasma ausgefüllt sind; diese Lücken stehen meist durch schmale, gleichfalls von einer Reihe von Fetttropfen eingenommene Ausläufer miteinander in Verbindung, so dass dadurch ein Netzwerk zwischen den Zellen entsteht. Einen Kern habe ich in diesem peripherisch gelegenen Theile der Spermatoblasten nicht nachweisen können.

In Betreff der Vertheilung der Spermatoblasten in den Samenkanälchen sei noch bemerkt, dass ihre Füsse meist nur durch die Breite einer Rundzelle voneinandergeschieden sind, doch ist es auch nicht selten, etwas breitere, von zwei oder drei runden Zellen ausgefüllte Zwischenräume zwischen ihnen zu sehen. Die breiteren centralen Zellfortsätze resp. Samenfädenbündel treten dagegen viel näher zusammen und berühren sich meist unmittelbar, indem sie sich dabei, wie es ihre den Radius des Querschnittes bedeutend übertreffende Länge erfordert, natürlich nach der Längsaxe der Kanälchen umbiegen.

Schwierig ist die Frage zu beantworten, welche der beiden beschriebenen Zellarten man als das eigentliche Epithel der Samenschläuche zu betrachten hat. Wie es scheint, besteht hier gegenüber den Verhältnissen beim Säugethierhoden ein Unterschied. Während sich hier, wie wir später sehen werden, nachweisen lässt, dass die Spermatoblasten selbst das Epithel darstellen, so spricht dagegen beim Frosche die Art und Weise des Ueberganges der Samenschläuche in die Vasa efferentia; derselbe stellt sich nämlich so dar, dass die Spermatoblasten aufhören und die rundlichen Zellen unter geringer Aenderung ihrer Form (sie bilden kurze Cylinder von 0,01 Mm. Länge und 0,006 Breite) zu einer geschlossenen

Epitheldecke zusammentreten (Fig. 4d). Ebenso verhalten sich auch in dem der Peripherie des Hodens zugekehrten Fundus der Samenschläuche, wo, wie erwähnt, Spermatoblasten öfters fehlen, die runden Zellen ganz wie Epithelien. Selbstverständlich ist damit allerdings nicht ausgeschlossen, dass auch die Spermatoblasten aus dem Epithel hervorgehen und nur in eigenthümlicher Richtung entwickelte Individuen desselben darstellen.

Schliesslich noch eine Bemerkung. Während ich in den verschiedenen Formen der von mir als Spermatoblasten bezeichneten Zellen den Ausdruck einer in der angegebenen Reihenfolge zur Bildung fertiger Samenfäden vorschreitenden Entwicklung sehe, könnten Andere versucht sein, sie auf eine regressive Metamorphose der auf irgend eine andere Weise entstandenen Samenfäden zu beziehen. In der That sind dahin gehende Aeusserungen bereits von ein Paar Autoren gemacht worden. Ankermann (l. c.) erwähnt »zellenähnliche Massen, die die Samenfäden nicht mehr contourirt enthalten, sondern bei denen statt derselben nur noch eine Zeichnung von feinen undeutlichen Strichen zu sehen ist und schliesslich solche, die nichts mehr von Samenfäden erblicken lassen, sondern nur von einer körnigen Substanz, vielleicht Fett, erfüllt sind, aber in ihrer länglichen Form jenen gleichen«, und deutet dieselben als Rückbildungsphasen der Samenfäden, welche, zu Bündeln vereinigt, von einer glutinosen Masse umhüllt werden und innerhalb derselben zu Grunde gehen sollen. Kölliker ferner (l. c. Taf. XIII Fig. 5) sah gleichfalls »sehr verlängerte Zellen mit Andeutungen von Samenfäden im Innern und schönem Kern« und »ähnliche Zellen ohne Spur von Samenfäden« und bezieht dieselben auf eine Rückbildung der Samenfäden im Innern ihrer Bildungszellen. Zur Widerlegung dieser Ansichten führe ich Beobachtungen an, welche ich an Hoden kurze Zeit (8—14 Tage) nach beendigter Kopulation gemacht habe. Dass hier die Rückbildung schon bedeutende Fortschritte gemacht hat, ist aus der sehr erheblichen Verkleinerung der Hoden ersichtlich; dem entsprechend ist der Durchmesser der einzelnen Samenschläuche (von etwa 0,16 Mm., wie er früher gefunden wird, auf 0,12 und darunter) reduzirt. Die früher geschilderten Structurverhältnisse haben sich dahin geändert, dass die jetzt noch stärker mit Fett durchsetzten Spermatoblasten ihre centralen Fortsätze verloren haben und dass in den meisten Schläuchen Samenfäden gänzlich fehlen; wo sie noch zu finden sind, stehen sie ausser Zusammen-

hang mit den Zellen, erfüllen einfach das Lumen des Kanälchens und befinden sich in völlig intaktem Zustande mit scharfen Contouren. Gerade also hier, wo man es nach der von mir bekämpften Ansicht erwarten musste, finden wir jene von Ankermann und Kölliker bereits gesehenen, von mir ad 1 und 2 genauer beschriebenen Zellformen nicht, während sie in dem geschwellten Hoden während der Kopulationszeit sehr reichlich sind. Es bleibt hiernach nur übrig, wie ich es bereits früher ausgesprochen habe, sie als Entwicklungsformen zu betrachten und die Entstehung der Samenfäden abzuleiten aus einer im Protoplasma der Spermatoblasten sich vollziehenden Differenzirung (oder, wenn man will, »Prägung«) und einer nachherigen Zerspaltung, Vorgänge, die wohl auch der Entstehung der gewöhnlichen Flimmerhaare zu Grunde liegen. Eine Betheiligung des ursprünglichen Zellkernes findet dabei ebensowenig statt als ein Auftreten neuer Kerne, wie wir letzteres bei den Spermatoblasten des Säugethierhodens finden werden.

v. la Valette St. George hat vor einiger Zeit (l. c.) die Vermuthung ausgesprochen, dass meine von den seinigen so sehr abweichenden Resultate in der Anwendung entstellender Reagentien begründet wären. Die obigen Angaben über meine Untersuchungsmethoden werden mich von diesem Verdacht befreien und es dürfte daher wohl vielmehr der Grund der Differenz in der Wahl einer verschiedenen Jahreszeit liegen. Obwohl ich eine fortlaufende Untersuchungsreihe über die im Sommer und Herbst von Neuem erfolgende Samenbildung bisher nicht habe anstellen können, so glaube ich mich doch davon überzeugt zu haben, dass sich hier allerdings abweichende Verhältnisse vorfinden.

2. Die Entwicklungsvorgänge bei der Ratte.

Die vortreffliche Arbeit von V. v. Ebner, »Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden«[1]), beschäftigt sich vorzugsweise mit dem Hoden der Ratte und hat hier zu Resultaten geführt, welche auf ein analoges Entwicklungsgesetz hinweisen, wie ich es bei Rana temporanea gefunden hatte. Dass meine eigenen Untersuchungen an der Ratte

1) Erschienen in Rollett's Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. Heft 2, und als Monographie Leipzig 1871.

im Wesentlichen zu Gunsten v. Ebner's ausfielen, habe ich bereits in meiner zweiten vorläufigen Mittheilung[1]) kundgegeben. Eine detaillirtere Mittheilung meiner Untersuchungsresultate wird, hoffe ich, dazu beitragen, um mehreren von anderer Seite ausgesprochenen Bedenken zu begegnen. — Um sofort auf den eigentlichen Streitpunkt einzugehen, so ist der principielle Gegensatz, in welchem v. Ebner zu allen bisherigen Untersuchungen steht, darin ausgesprochen, dass er nicht die bekannten runden Zellen, welche der Menge nach den Hauptinhalt der Samenkanälchen ausmachen, als die Bildungsorgane der Samenfäden betrachtet, sondern diese Rolle vielmehr anderen Zellen zuertheilt, welche, von Sertoli[2]) zuerst für den menschlichen Hoden beschrieben, bisher als accessorische Gebilde von untergeordneter Bedeutung aufgefasst worden waren, indem sie gewissermassen ein Gerüst für die samenbereitenden Elemente abgeben sollten (Stützzellen Merkel's[3]). Nach v. Ebner bilden diese Zellen mit ihren anastomosirenzen Ausläufern bei der Ratte ein der Tunica propria dem Samenkanälchen unmittelbar aufliegendes flach ausgebreitetes Netz, von ihm als »Keimnetz« bezeichnet, in dessen Knotenpunkten grössere, mit Nucleolis versehene Kerne sich befinden und nach welchem Fortsätze senkrecht nach innen in die Kanälchen hineinragen. Diese Fortsätze, v. Ebner's »Spermatoblasten«, in seltenen Fällen durch bogenförmig in das Kanallumen hineingewölbte quere Verbindungsstränge im Zusammenhange stehend, sollen nach innen in verbreiterte, gelappte Enden auslaufen, aus welchen die Spermatozoiden« hervorgehen, indem das Protoplasma eines jeden Lappens (8—12) sich zu Kopf und Mittelstück verdichtet und einen Faden, den Schwanz, hervorwachsen lässt. Die zwischen den Spermatoblasten befindlichen Rundzellen lässt v. Ebner einer allmäligen Auflösung entgegengehen und dadurch wohl zur Bildung der Flüssigkeit des Sperma, nicht aber seiner körperlichen Bestandtheile beitragen. Sertoli hat in einer neueren Mittheilung[4]) dieser Darstellung gegenüber die Vermuthung ausgesprochen, dass die Ver-

1) Centralblatt für die medizinische Wissenschaft. 1872. Nr. 56.

2) Sertoli Dell' esistenza di particolari cellule ranificate nei canalicoli semiciferi. Cfr. Henle's Jahresbericht 1864. p. 120.

3) Merkel, Nachrichten der G. A. Universität zu Göttingen. 1869. Nr. 1, sowie auch in Reichert's und Du Bois' Archiv. 1871. p. 1.

4) Sertoli Osservazioni sulla struttura dei Canalicoli seminiferi del testicolo. Cfr. Henle's Jahresbericht. 1871. p. 70.

bindung der Samenfäden mit den Stützzellen keine genetische, sondern nur eine zufällige und mechanische sei, und Merkel[1]) hat sich in ähnlicher Weise geäussert, indem er die Samenfäden aus der Umbildung kleiner Rundzellen hervorgehen lässt, welche in nischenförmigen Ausbuchtungen an den centralen Enden der Stützzellen ihren Sitz haben. Wir werden hiernach bei unseren Untersuchungen insbesondere zu prüfen haben, inwieweit sich aus denselben auf eine wirkliche organische Verbindung zwischen Stützzellen und Samenfäden im Sinne v. Ebner's, und nicht auf ein bloss appositionelles Verhältniss schliessen lässt.

Die von mir vorzugsweise benutzte Untersuchungsmethode bestand in dem Einlegen der frischen Hoden in Müller'sche Flüssigkeit, die sich nach meinen Erfahrungen hier vortrefflich bewährt, und im Zerzupfen der Präparate in Glycerin nach einigen Wochen resp. Monaten, meist unter gleichzeitiger Benutzung des Haematoxylin als Färbungsmittel. Auf Anfertigung feiner Durchschnitte, wie sie v. Ebner vorzugsweise benutzt hat, legte ich, obwohl ich von ihnen auch zur Controlle Gebrauch machte, weniger Werth, da sie mir zur Entscheidung der erwähnten Frage nicht genug Sicherheit zu geben schienen.

In Betreff der Tunica propria der Samenkanälchen, welche sich in den Zerzupfungspräparaten da, wo sie von ihrem Inhalte befreit ist, als eine dünne glashelle Membran darstellt, sei zunächst die Bemerkung erlaubt, dass ich, wie v. Ebner, eine zellige Zusammensetzung derselben nachweisen konnte, Silberlösungen markiren die Contouren der Zellen, Haematoxylin lässt ihre grossen, meist ovalen platten Kerne von durchschnittlich 0,012 Mm. Länge und 0,008 Mm. Breite deutlich hervortreten, während die Zellgrenzen als helle Linien auf blassblauem Grunde erscheinen; dennoch dürfte ihre Struktur vielleicht eine complicirtere sein, ich glaube mich überzeugt zu haben, dass sie aus zwei Schichten besteht, einer inneren zelligen Schicht und einer äusseren homogenen Glashaut, wenigstens habe ich bisweilen an den abgerissenen Enden der Schläuche die durch die Zellen bedingte Mosaikzeichnung schon vor dem freien Rande aufhören gesehen, als ob die innere Schicht etwas zurückgewichen oder tiefer abgerissen wäre. An den Kernen der Zellen fiel mir

---

1) Merkel, Ueber die Entwicklungsvorgänge im Innern der Samenkanälchen. Reichert's und Du Bois' Archiv 1871. p. 644.

häufig auf, dass sie von einer Seite her mehr oder weniger tief eingeschnürt erschienen (Fig. 6a,a), auch sah ich öfters zwei Kerne beieinanderliegen, die aus der Halbirung eines einfachen Kernes hervorgegangen zu sein schienen (Fig. 6b). Ich möchte diese Befunde auf eine bei zunehmender Ausdehnung der Kanälchen erfolgende Vermehrung der ihre Wand zusammensetzenden Zellen beziehen.

Von dem Inhalte der Samenkanälchen betrachten wir zuerst denjenigen Theil, welchen v. Ebner als Wandschicht, oder, wie ich nachzuweisen suchen werde, weniger glücklich als »Keimnetz« bezeichnet hat. Es gelingt an Zerzupfungspräparaten leicht, diese peripherische Schicht theils der Tunica propria noch aufliegend, theils isolirt in kleineren oder grösseren Bruchstücken zu erhalten. Ich muss betonen, dass ich dieselbe niemals, wie v. Ebner es darstellt, als ein aus anastomosirenden Balken gebildetes, durchbrochenes Netzwerk, sondern immer als eine zusammenhängende, continuirliche, aus Zellen zusammengesetzte Membran gefunden habe. Diese Zellen, die unzweifelhaft als das eigentliche Epithel der Drüsenschläuche aufzufassen sind, haben, wie man sowohl an den völlig isolirten, einzeln herumschwimmenden Exemplaren (Fig. 7A und B) als auch an den noch im Zusammenhang befindlichen Fetzen der Epithelmembran (Fig. 8, 9, 10) sieht, eine eckig polygonale Gestalt, am häufigsten stellen sie sich als ziemlich regelmässige Sechsecke dar, der mit deutlichem Nucleolus ausgestattete ovale Kerne lagert in ihrer Mitte, und ist sehr constant von 2, 3 oder 4 grösseren und bisweilen auch einigen kleineren farblosen, fettglänzenden Tröpfchen umgeben; da Osmiumsäure die letzteren dunkelbraun färbt, so scheint mir kein Grund, an ihrer wirklichen Fettnatur zu zweifeln, zumal v. Ebner auch ihre Löslichkeit in Alkalien constatirt hat. Ein eigenthümlich charakteristisches Aussehen erhalten diese Zellen ferner dadurch, dass ihr Protoplasma nicht gleichmässig über die ganze Fläche vertheilt ist, sondern vielmehr, wie es Fig. 7B zeigt, um den Kern zu einem Hofe zusammengedrängt ist, von welchem nach den Ecken der Zelle sich verschmälernde Fortsätze ausstrahlen. In den zwischen diesen Fortsätzen gelegenen halbkreisförmigen Theilen der Zellen ist ihre Substanz so blass und wenig lichtbrechend, dass man sie leicht übersehen und der Zelle eine sternförmig ästige Gestalt zuschreiben kann, ein Irrthum, der allerdings bei den ganz isolirten Zellen durch die Beachtung der

feinen, zwischen den Enden der Fortsätze befindlichen Grenzlinien leichter vermieden werden kann, als bei den im Zusammenhang befindlichen Zellen, wo die blassen wie halbkreisförmige Ausschnitte sich ausnehmenden Theile benachbarter Zellen ohne sichtbare Grenzlinie zu kreisförmigen Figuren zusammentreten und alsdann in der That in täuschender Weise uns das von v. Ebner geschilderte Bild eines aus sternförmigen Zellen zusammengesetzten Netzwerkes mit runden Maschen entgegentritt, wie es Fig. 9 darstellt, in welcher bei a, a, a, a keineswegs Lücken zwischen den Zellen, sondern vielmehr die blassen durchsichtigen Theile der Zellplatte sich befinden. Dass diese Deutung allein die richtige sein kann, ergiebt sich aus den auch hier am Rande deutlich hervortretenden Contouren der Zellplatten und ich vermuthe, dass v. Ebner dadurch zu seiner entgegengesetzten Auffassung gelangt sein mag, dass er vielleicht seine Präparate mit Terpenthin oder Nelkenöl untersucht hat, wodurch zarte Contouren bis zur Unkenntlichkeit vernichtet werden. Uebrigens wird v. Ebner zugeben müssen, dass es schwer verständlich ist, wodurch in gewissen Stadien der Spermatozoiden-Entwicklung, wo seinen Angaben zufolge (p. 13) die Wandschicht fast ausschliesslich aus dem Keimnetz gebildet wird, und die früher daselbst noch vorhandenen Elemente nach innen gerückt sind, die angeblich vorhandenen Lücken in dem Netze ausgefüllt werden sollen. Fig. 8, in welcher man die Epithelien an vielen Stellen mit scharf gezeichneten Grenzlinien aneinanderstossen sieht, und die Zellenmosaik unverkennbar ist, obwohl auch hier an einer Stelle (a) eine runde Lücke scheinbar eingebrochen ist, dürfte vielleicht gerade diesen Stadien entsprechen.

Die Bedeutung der hellen Stellen in der Epithelmembran ergiebt sich leicht aus den Figuren 8 und 9, sie stellen die Lagerstätten anderer kleinerer Elemente dar, v. Ebner's »grob granulirte Zellen«, welche von innen her gewissermassen in das Protoplasma der Epithelien eingedrückt sind, so dass sie nur durch eine sehr dünne Schicht des letzteren von der Tunica propria der Kanälchen geschieden sind. Nach v. Ebner würden diese Zellen durch das Epithellager vollständig durchgedrückt sein, so dass sie mit der Tunica propria in unmittelbarem Contact stünden; ich kann das dem Gesagten zufolge nicht zugeben und weitere Gründe dagegen werden sich aus der Betrachtung der Profilbilder ergeben. Zur Erläuterung der Figuren füge ich noch hinzu, dass die Kerne der

Epithelzellen in regelmässigen Abständen von durchschnittlich 0,018 Mm. vertheilt sind, welche Entfernung natürlich zugleich dem Durchmesser der Zellplatten entspricht, sie sind von länglich ovaler Gestalt, etwa 0,013 Mm. lang und 0,010 Mm. breit (v. Ebner giebt ihren Durchmesser auf nur 7—7,5 Mikrom. an) und färben sich in Haematoxylia viel blasser als die kleineren, runden, granulirten Kerne der aufgelagerten Zellen, deren Durchmesser nur 0,005—6 beträgt und welche, 4—6 an der Zahl, jeden Epithelkern umgeben.

Schon an den Flächenansichten der Epithelmosaik kann man sich ferner bei genauer Betrachtung davon überzeugen, dass die Zellen nach innen gerichtete Fortsätze besitzen; man bemerkt nämlich öfters, wenn dieselben dicht oberhalb der Zellplatte abgerissen sind, ihre Reste im optischen Querschnitt oder in verkürzter Profilansicht als stark glänzende kreisförmige resp. cylindrische, die Zellen deckende oder sie überragende Gebilde, wie es Fig. 10 bei e, e, e zeigt. An jedem Zerzupfungspräparat bieten sich nun aber zahlreiche Zellen dar, bei welchen diese Fortsätze ihren Zusammenhang mit den Zellplatten bewahrt haben und die sich dann natürlich immer im reinen Profilbilde darstellen.

Betrachten wir bei solchen Zellen die eigentliche Zellplatte, oder, wie wir sie mit Rücksicht auf die von ihnen ausgehenden Fortsätze passend bezeichnen können, die Fussplatte, so sehen wir, dass dieselbe sich gegen den Fortsatz im Allgemeinen konisch zugespitzt und an den Seitenrändern bogenförmige Ausschnitte zeigt, in denen häufig noch die erwähnten kleinen runden Zellen haften (Fig. 11); unterhalb der letzteren schiebt sich, in Uebereinstimmung mit dem früher bemerkten, der verdünnte Rand der Fussplatte ein, so dass sie auf denselben ruhen. Machen wir uns hiernach in Verbindung mit den Flächenbildern eine Vorstellung von der stereometrischen Form der Fussplatten, so werden wir kaum irren, wenn wir dieselben als 4—6kantige Pyramiden mit concav eingedrückten Seitenflächen bezeichnen.

Während die bisher geschilderten Verhältnisse sich bis auf unwesentliche Differenzen in allen mit Spermatozoiden erfüllten Samenkanälchen als ziemlich constant erweisen, so finden wir in dem Verhalten der Fortsätze eine um so grössere Mannichfaltigkeit, von der es nicht zweifelhaft sein kann, dass sie auf einer fortlaufenden Reihe stattfindender Entwicklungs- und Rückbildungsvorgänge beruht, wie es v. Ebner richtig dargestellt hat, der demnach

sich veranlasst gesehen hat, acht verschiedene Stadien zu unterscheiden. Da es mir weniger auf eine erschöpfende Detailbeschreibung als auf die Sicherstellung des Princips der Entwicklung der Samenfäden ankommt, so beschränke ich mich auf eine Erläuterung der beigefügten Abbildungen, welche mir die Hauptetappen in dem Entwicklungsgange vorzustellen scheinen. Ein Vergleich mit den v. Ebner'schen Abbildungen und Beschreibungen zeigt sofort die grosse Uebereinstimmung des von mir Gesehenen. Als den wesentlichsten Differenzpunkt möchte ich bezeichnen, dass es mir nie gelungen ist, von der Abgangsstelle des Fortsatzes von der Fussplatte der Zelle den von v. Ebner erwähnten grossen, nach oben spitz ausgezogenen Kern zu finden. Meine Präparate, welche den Kern in der Fussplatte selbst stets auf's Deutlichste durch Haematoxylia gefärbt zeigten, liessen einen zweiten Kern an der Basis des Fortsatzes nicht wahrnehmen, wie ein solcher nach v. Ebner wenigstens in den meisten Stadien vorhanden sein soll. Wie dieser abweichende Befund zu erklären ist, darüber kann ich vorläufig keinen Aufschluss geben.

Die an der Fussplatte senkrecht aufsteigenden Fortsätze erscheinen nun anfänglich (Fig. 11, 12, 13) als schlanke Säulen von beträchtlicher Länge (0,03—0,04 Mm.). Dieselben sind nie regelmässig cylindrisch, sondern zeigen innen an den Seitenwänden flache concave Ausschnitte mit dazwischen vorspringenden spitzigen Zacken. Offenbar handelt es sich hierbei um ein ähnliches Verhältniss, wie bei der Bildung der concaven Eindrücke der Fussplatten durch die kleinen aufgelagerten Rundzellen. Auch an den Zellsäulen sind gewissermassen die Abdrücke der zwischen ihnen eingeschalteten runden Zellen, auf die ich noch zurückkomme, wahrnehmbar. Wir dürfen uns wohl vorstellen, dass die Lücken zwischen diesen Zellen vollständig von den Säulen mit ihren zackigen Ausläufen in natürlichem Zustande ausgefüllt werden, ohne dass etwa mit Flüssigkeit erfüllte Interstitien bestehen.

Wichtiger für unser Problem ist die Frage, wie ist das der Axe des Samenkanälchens zugewandte Ende des Fortsatzes beschaffen? In Fig. 11 sehen wir dasselbe in eine grössere Zahl länglicher, kolbig abgerundeter Lappen auslaufen, deren jeder an seiner Basis ein kleines, rundes, stark glänzendes und in Haematoxylin sich stark imbibirendes, kernähnliches Gebilde trägt; in Fig. 13 hat das letztere seine runde Gestalt verloren und einen kleinen, nach unten

gerichteten, zugespitzten Sporn erhalten, der Beginn der Umbildung desselben zum Spermatozoiden. Kopf, Fig. 12, deute ich als eine Zelle mit verstümmeltem Fortsatze, von welchem die Lappen sich abgelöst haben; ein Paar solche, ausser Zusammenhang mit der Zellsäule befindliche Lappen, welche ganz das Aussehen kleiner Zellen mit excentrisch gelegenem Kern haben, zeigen die Fig. 11 und 13.

Wir haben hier diejenigen Bilder vor uns, die den Gegnern v. Ebner's hauptsächlich zum Objecte ihrer Polemik gedient haben. Während dieser die beschriebenen Lappen als integrirende Bestandtheile der Zellfortsätze betrachtet und dieselben aus letzteren genetisch ableitet, so fassen Sertoli und Merkel, wie bereits angeführt, die Lappen als selbständige kleine Zellen auf, welche den inneren Enden der Fortsätze nur anhaften, nicht aber aus ihnen hervorwachsen; Fig. 12 würde nach diesen Autoren das natürliche Ende der Zellfortsätze repräsentiren. Nachdem v. Ebner bereits vor Kurzem [1]) in gebührender Weise die etwas leichtfertigen Einwendungen Merkel's gegen seine Darstellung einer Kritik unterworfen, möchte nur Folgendes noch anzuführen sein:

Dass eine wirkliche organische Verbindung, ein Continuitätsverhältniss zwischen den kleinen zellähnlichen Lappen und den Enden der perpendiculären Epithelfortsätze stattfindet, ergiebt sich 1) daraus, dass die Substanz beider ohne sichtbare Grenze ineinander übergeht und dasselbe feingranulirte Aussehen hat; — wenn Merkel sagt, dass der am peripherischen Ende der »Samenzellen« gelegene Kern durch einen membranösen Ueberzug gegen die Stützzellen in leicht kenntlicher Weise abgegrenzt ist, so kann ich das nicht bestätigen und wird auch aus seinen eigenen Abbildungen nicht besonders wahrscheinlich; — 2) aus dem Umstande, dass man die Zellsäulen auch bei künstlich erzeugten oder zufällig hervorgerufenen Bewegungen ihren Zusammenhang mit den lappenförmigen Anhängen bewahren sieht, was jedenfalls, wie bereits v. Ebner bemerkt hat, nicht auf Rechnung einer »verklebenden« Wirkung der Müller'schen Flüssigkeit zu schieben ist, von der den Histologen sonst Nichts bekannt ist; 3) daraus, dass im weiteren Fortschritte der Ausbildung der Spermatozoiden die Köpfe derselben

1) v. Ebner, Bemerkungen zu Merkel's Abhandlung „über die Entwicklungsvorgänge etc.“ in Du Bois' und Reichert's Archiv. 1872. p. 250.

in unzweifelhafter Weise in eine sie gemeinsam umhüllende Protoplasma-Masse eingepflanzt erscheinen, eine Thatsache, die Merkel's Beobachtung gänzlich entgangen zu sein scheint, für die er wenigstens auch nicht eine Andeutung einer Erklärung giebt, während sich eine solche nach der v. Ebner'schen Auffassung in einfachster Weise ergiebt.

Es bliebe hiernach, wie mir scheint, nur die Frage zu erwägen, ob es vielleicht statthaft ist, die bestehende Verbindung zwischen den Fortsätzen der Epithelien und den zellähnlichen Lappen als eine secundäre zu betrachten in der Art, dass letztere nicht, wie v. Ebner annimmt, aus ihnen hervorwachsen, sondern vielmehr, ursprünglich unabhängig von ihnen, als selbständige kleine Zellen im Innern der Samenkanälchen sich entwickeln und erst später mit den Enden der Fortsätze verwachsen? Es würde die Annahme eines solchen Verschmelzungsprocesses zwischen zwei zelligen Gebilden so verschiedener Qualität jeder bekannten Analogie entbehren, und ich meinerseits würde mich zu einer solchen nur dann verstehen, wenn kein anderer Ausweg offen stünde. Jedenfalls lässt sich das häufige Vorkommen kleiner Zellen in den Samenkanälchen, welche den an den Zellsäulen befestigten zellähnlichen Lappen mehr oder weniger vollständig gleichen, viel ungezwungener und natürlicher daraus erklären, dass man, ganz abgesehen von einer artifiziellen Ablösung der Lappen bei der Präparation, an die v. Ebner allein gedacht zu haben scheint, eine durch einen physiologischen Vorgang erfolgende Aufhebung der Verbindung statuirt und somit annimmt, dass die aus den Fortsätzen hervorwachsenden Lappen zum Theil in dauerndem Zusammenhang mit dem Mutterboden bleiben und hier ihre weitere Entwicklung durchmachen, zum Theil als selbständige kleine Zellen sich ablösen, um später entweder dem Untergange entgegenzugehen oder vielleicht ebenfalls eine Umbildung zu je einem Samenfaden zu erfahren.

Ueber diese angedeutete Möglichkeit werden weitere Untersuchungen zu entscheiden haben; vorläufig kann ich in Uebereinstimmung mit v. Ebner als gesicherte Thatsache nur gelten lassen, dass die erste Anlage der sich entwickelnden Spermatozoiden in lappenförmigen Anhängen sich zeigt, welche mit den senkrecht nach innen gerichteten Fortsätzen der Epithelien der Samenkanälchen in unmittelbarer Verbindung sich befinden. Verfolgen wir nunmehr die weiteren Schicksale dieser Entwicklungsanfänge der Spermatozoiden.

In Fig. 14 sehen wir die lappenförmigen Anhänge in Folge einer bedeutenden Verkürzung der Zellsäulen an die Fussplatte, die unverändert geblieben ist, viel näher heran gerückt, das kernähnliche Gebilde an der Wurzel der Lappen hat bereits vollständig die hakenförmige Gestalt der Spermatozoiden-Köpfe angenommen, nur ist die Krümmung des Hakens nicht so stark wie in den reifen Samenfäden, das abgerundete Ende ferner der Lappen ist mit einem Faden versehen, also auch der Schwanz der Samenfäden bereits entwickelt, wenn auch noch zarter und blasser als zuvor. Bei genauer Betrachtung erkennt man endlich die Anlage des Mittelstücks als einen feinen, den Lappen durchziehenden, Schwanz und Kopf verbindenden Faden. Fig. 15 zeigt einen noch weiteren Fortschritt der Entwicklung, die Zellsäule ist vollständig verschwunden, die noch immer ziemlich gerade gestreckten Köpfe der Samenfäden sind direkt in das Protoplasma der Fussplatte eingesenkt, ebenso sind die Lappen auf geringe Reste reducirt, welche dem nunmehr als cylindrisches glänzendes stabförmiges Gebilde hervortretenden Mittelstücke, und zwar vorzugsweise dem oberen Ende desselben, anhaften, die Schwänze sind länger, stärker lichtbrechend und starrer geworden. Fig. 16 endlich stellt die fertigen, aus ihrer Verbindung mit der Fussplatte losgelösten Spermatozoiden dar, der Kopf erscheint jetzt stark sichelförmig gekrümmt (man könnte vermuthen, in Folge einer elastischen Retraktion, die früher durch das umhüllende Protoplasma verhindert war), der von der Sichel umschriebene Halbkreis ist noch von körnigem Protoplasma, das sich erst im Nebenhoden abzustossen scheint, ausgefüllt, ebenso hat sich noch ein Rest desselben an der Uebergangsstelle zwischen Mittelstück und Schwanz erhalten und bedingt eine kleine knopfförmige Auftreibung des ersteren; gar nicht selten sind auch, wie man es bei b sieht, zwei Samenfäden mit ihren Köpfen untereinander durch etwas Protoplasma verbunden und stellen alsdann eine Zwillingsspermatozoid dar (Fig. 16 b), welches durch seine vollständig congruente Symmetrie den Gedanken an eine zufällige Verklebung von zwei ursprünglich getrennten Einzelindividuen ausschliesst. Da ich bei anderen Autoren Maassbestimmungen der einzelnen Theile der Spermatozoiden nicht angegeben finde, so füge ich hier noch als Resultat meiner Messungen an, dass ich die Länge des Kopfes (vom Mittelstücke bis zur Umbiegungsstelle des Häkchens) = 0,009 Mm., die Länge des Mittelstückes = 0,045 Mm. und die des Schwanzes = 0,09 Mm., die

Länge des ganzen Samenfadens also = 0,144 Mm. finde, was von Schweigger-Seidel's Angaben für die Samenfäden der Maus (0,008—0,023—0,085, Summa 0,116) nur in Betreff der stärkeren Entwicklung des Mittelstückes erheblich differirt.

In meiner zweiten vorläufigen Mittheilung habe ich eine kleine Modification in der v. Ebner'schen Terminologie vorgeschlagen, auf die ich hier nunmehr zurückkommen muss. Die von diesem Autor für die Wandschicht gewählte Bezeichnung als »Keimnetz« werden wir, so sehr wir anerkennen, dass dieselbe die eigentliche Keimstätte für die sich entwickelnden Samenfäden abgiebt, die in ihr gewissermassen wurzeln, desshalb verwerfen müssen, weil dieselbe nicht der zu Grunde liegenden Voraussetzung, aus einem durch Zellen gebildeten Netzwerke zu bestehen, entspricht, sondern vielmehr aus von einander abgegrenzten, mit ihren Rändern aneinanderstossenden epithelialen Zellplatten zusammengesetzt ist. Wenn v. Ebner ferner die senkrecht aufstrebenden Fortsätze dieser Zellen mit den Spermatozoiden-Anlagen als Spermatoblasten bezeichnet, so muss dies theils irrige Vorstellungen von der Selbständigkeit dieser Theile erwecken, die doch mit den Fussplatten der Zellen solidarisch verbunden sind, theils widerspricht diese Bezeichnungsweise auch dem Usus, dem wir bei der Anwendung analoger Termini, wie Osteoblasten Odontoblasten etc. folgen. Wie wir mit letzterem Worte z. B. die an der inneren Grenze des Zahnbeins befindlichen Zellen mitsammt ihren die Zahnbeinkanälchen erfüllenden Fortsätzen, nicht aber letztere allein, obwohl sie gerade in nächster Beziehung zur Bildung des Zahnbeines stehen, meinen, so scheint es mir durchaus wünschenswerth, der engen Zusammengehörigkeit der epithelialen Zellplatten mit den, die Samenfäden liefernden Säulen dadurch Ausdruck zu geben, dass wir beide gemeinschaftlich unter der Bezeichnung der Spermatoblasten zusammenfassen und demnach consequenter Weise auch da von Spermatoblasten sprechen, wo die Fortsätze fehlen und nur die der Tunica propria anliegenden Fussplatten der Zellen vorhanden sind, sei es nun, dass die Spermatozoiden-Bildung überhaupt ruht, wie in früheren Lebensperioden, oder dass dieselbe gerade in dem Stadium angelangt ist, wo die fertig ausgebildeten Samenfäden abgestossen sind und das Heranwachsen eines neuen Fortsatzes und somit einer neuen Generation von Samenfäden bevorsteht.

Die bei der Entwicklung des Fortsatzes stattfindenden Vorgänge vor dem Zeitpunkte, wo derselbe bereits die in Fig. 11 dargestellten Lappen trägt, zu verfolgen, ist mir leider nicht gelungen, nur möchte ich bemerken, dass, wenn wir ein Recht haben, die an der Basis der Lappen befindlichen ersten Anlagen der Köpfe der Samenfäden als Kerne zu bezeichnen (woran nach Aussehen und Reactionen kaum zu zweifeln ist), die Entstehung dieser Kerne jedenfalls nicht aus dem wandständigen Kerne der Fussplatte abzuleiten sein dürfte; denn obwohl ich nicht bloss meistens, wie v. Ebner sich ausdrückt, sondern immer gefunden habe, dass die Fortsätze der Spermatoblasten sich über einem Kerne erheben, so ist der letzte doch stets von so constanter, regelmässiger Gestalt und Grösse und ohne jegliche Spur eines Proliferationsvorganges, dass es äusserst gezwungen erscheinen müsste, ihm eine Betheiligung bei der Bildung der Kerne in den Lappen, die durch eine weite Entfernung von ihm getrennt sind, zuzuschreiben. Wir haben es hier vielmehr aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer freien Kernbildung zu thun, einem Vorgange, zu dessen Annahme wir ja auch in vielen anderen Fällen hingedrängt werden.

Was die zweite, bisher nur beiläufig erwähnte Art von zelligen Elementen in den Samenkanälchen betrifft, die bekannten Rundzellen, welche nach v. Ebner's Hypothese kein epitheliales Gebilde, sondern eingewanderte Blutkörperchen vorstellen, so unterscheidet man leicht die kleinen, in die Fussplatten der Spermatoblasten eingedrückten Zellen (Fig. 8, 9, 10, 11d), welche dadurch charakterisirt sind, dass sie fast ganz von einem Kerne ausgefüllt sind und sich demnach im Ganzen in Haematoxylin stark färben, und grössere zwischen den Zellsäulen eingeschaltete Zellen (Fig. 14a), deren Grösse zwischen 0,009 bis 0,024 Mm. schwankt, die ferner in der Regel einen einfachen runden granulirten Kern von 0,005 bis 0,008 Mm. Durchmesser, nicht selten aber auch zwei, drei und mehr Kerne einschliessen, und öfters kettenartig zusammenhängen. Dass aus diesen letzteren grösseren Zellen durch fortschreitende Theilung wiederum kleinere, noch weiter nach innen gelegene zellartige Gebilde mit wandständigen, stark glänzenden Kernen hervorgehen, davon habe ich mich wegen des Mangels an Uebergangsformen nicht überzeugen können und es dürfte hierin ein neuer Hinweis auf die Berechtigung der bereits oben ausgesprochenen Vermuthung zu finden sein, dass diese kleinen eigenthümlichen Zellen nichts Anderes als Sper-

matoblasten-Lappen sind, welche sich von ihrem Stamme abgelöst haben und denen wir alsdann die Fähigkeit, auch im isolirten Zustande sich in Samenfäden umzuwandeln, im Sinne derjenigen Autoren, welche die letzteren als »einstrahlige Wimperzellen« bezeichnet haben, nicht werden absprechen können. Mit dieser Annahme würde, wie mir scheint, der anscheinend so schroffe Zwiespalt zwischen der älteren Ansicht und den Beobachtungen v. Ebner's in befriedigender Weise ausgeglichen werden.

Principiell übereinstimmend mit den beschriebenen Befunden bei der Ratte fand ich die Entwicklungsvorgänge im Hoden des Hundes und des Kaninchens; die Abweichungen beziehen sich auf unwesentliche Details. Ich beschränke mich auf einige Angaben hinsichtlich des letzteren Thieres. Auch hier lassen sich die beiden durchaus verschiedenen Zellarten, Spermatoblasten und Rundzellen, leicht unterscheiden; erstere bilden im Allgemeinen lange, der Tunica propria aufsitzende und an das Kanallumen heraureichende, radiär im Umfange der Samenschläuche postirte Säulen, — letztere, die Rundzellen, sind zwischen diese Säulen derart eingeschaltet, dass sie allerseits von concaven Ausschnitten derselben umschlossen werden. Was zunächst die letzteren Zellen anbetrifft, so finde ich dieselben in ihrer Grösse zwischen 0,01 bis 0,03 Mm. schwankend, die meisten (Fig. 17a und Fig. 18a) haben ein fein granulirtes Protoplasma, andere, insbesondere die grösseren (Fig. 17b) erscheinen mehr homogen und glasig, von colloidem Glanze und häufig mit facettenartigen Eindrücken versehen, in welche kleinere Zellen eingelagert sind; ihr Kern unterscheidet sich von dem Kerne der Spermatoblasten stets durch den Mangel eines deutlichen Kernkörperchens, ist rundlich und gleichfalls etwas körnig. Sie sind auf Querschnitten durch die Samenkanälchen zu 4—6 in der Richtung des Radius zwischen den Säulen der Spermatoblasten übereinander aufgereiht. Letztere selbst (Fig. 19a, b, c) wiederholen in allen wesentlichen Punkten die Eigenthümlichkeiten der Spermatoblasten der Ratte, nur geben sie in noch auffälligerer Weise den Eindruck, als ob durch sie alle zwischen den Rundzellen übrigbleibenden Interstitien ausgefüllt würden und sich auf's Genaueste in ihren Formen denselben anschmiegten, gewissermassen plastische Abgüsse der

Lücken zwischen ihnen darstellten. Wir unterscheiden von ihnen wiederum 1) die Fussplatte, 2) die Zellsäule, 3) die lappenförmigen centralen Enden. An den Fussplatten, welche mit ihren Rändern aneinandertsossen und eine continuirliche epitheliale Auskleidung der Tunica propria bilden, vermissen wir die im Rattenhoden constanten Fetttröpfchen, dagegen ist übereinstimmend mit letzteren die wandständige Lage des Kernes, seine ovale Form (längster Durchmesser 0,01 Mm.), sein hyalines, bläschenähnliches Aussehen und die Anwesenheit eines glänzenden, in der Mitte des Kernes gelegenen Kernkörperchens. Sieht man die Fussplatte im Zusammenhange von der Fläche her (Fig. 18), so hat man bei oberflächlicher Betrachtung ganz den Eindruck eines durchbrochenen Netzwerkes kernhaltiger strahliger Zellen, des v. Ebner'schen »Keimnetzes«, doch überzeugt man sich auch hier, dass die anscheinenden runden Lücken zwischen den Zellen vielmehr halbkugligen grubigen Vertiefungen in den Fussplatten, herrührend von den in dieselben eingedrückten Rundzellen, angehören; die scheinbaren strahligen Ausläufer der Zellen sind demnach nichts Anderes als kammartig vorspringende Leisten der Fussplatten, die sich netzförmig verbinden wie die Scheidewände der einzelnen Zellen einer Bienenwabe. Fig. 18 zeigt die grubigen Vertiefungen theils leer, theils mit den Rundzellen (a) erfüllt. Ausnahmsweise mag es allerdings vorkommen, dass einzelne Rundzellen durch wirkliche Lücken in den Fussplatten der Spermatoblasten hindurch mit der Tunica propria in Berührung treten.

Die von der Fussplatte aus pfeilerartig gegen das Centrum der Kanälchen strebenden Zellsäulen der Spermatoblasten erreichen eine Höhe von 0,05—6 Mm., sind sehr schmal und erscheinen im ganzen Umfange ihrer Seitenfläche mit flacheren und tieferen concaven Einschnitten versehen und demnach in der Profilansicht mit zahlreichen theils kegelförmigen theils kammartigen Leisten und Vorsprüngen besetzt; häufig scheint es so, als ob die Pfeiler benachbarter Spermatoblasten durch diese Vorsprünge miteinander in anastomotischer Verbindung ständen und auf diese Weise vollständig abgeschlossene runde Hohlräume zwischen ihnen vorhanden wären, welche die Rundzellen beherbergen. Die centralen Enden der Spermatoblasten ferner lassen ebenso deutlich, wie dies bei den gleichen Theilen der Ratte der Fall ist, den unmittelbaren, continuirlichen Uebergang der kolbigen Lappen, welche die Anlage der Spermato-

zoiden darstellen, in das Protoplasma der Säulen erkennen; die Zahl der einzelnen Lappen beträgt 8—10, sie bilden ein dichtgedrängtes Büschel, indem sie mit ihren unteren, die Köpfe der Samenfäden enthaltenden zugespitzten Enden gegen den etwas verbreiterten Pfeilerkopf convergiren und nach oben nur wenig auseinanderweichen. Die erste Entstehung der Spermatozoiden-Köpfe habe ich nicht verfolgen können.

Von den Spermatoblasten des menschlichen Hodens habe ich bereits in meiner zweiten vorläufigen Mittheilung (l. c.) eine kurze Beschreibung gegeben; ich füge hier einige Abbildungen von ihnen nach Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit bei, welche von kräftigen, jungen, plötzlich verstorbenen Männern herrühren. Wie Fig. 20 zeigt, ist die Fussplatte der Zellen hier kernlos und geht nach oben zunächst in einen schmalen Fussständer über, welcher in der Profilansicht beiderseits bogenförmig ausgeschnitten erscheint; hierauf folgt ein breiterer, einen oder zwei mit Nucleolus versehene helle Kerne einschliessender Zellkörper, welcher gleichzeitig stets durch die Anwesenheit einer grösseren Zahl gelblicher fettglänzender Körnchen im Umfange der Kerne ausgezeichnet ist und häufig auch concave Einschnitte zeigt. In den oberen Theil dieses Zellkörpers, an welchem ich eine deutliche Zerspaltung in Lappen, wie bei den erwähnten Thierspecies nicht habe erkennen können, sind die Samenfäden mit ihren Köpfen eingepflanzt. An frischen Präparaten erhält man die menschlichen Spermatoblasten immer nur bruchstückweise, sie lassen sich jedoch auch hier von den hellglänzenden, pigmentfreien Rundzellen, deren Kern erst durch Reagentien sichtbar zu machen ist, leicht durch die grossen ovalen, mit Kernkörperchen versehenen, ohne Weiteres sichtbaren Kerne, durch die gelben Fettkörner und durch das sehr blasse, hyaline Aussehen ihres Protoplasmas unterscheiden; aus letzterer Eigenschaft erklärt es sich wohl, dass sie bisher von den meisten Beobachtern übersehen oder verkannt und nur die viel augenfälligeren Rundzellen den Beschreibungen des zelligen Inhalts der Samenkanälchen zu Grunde gelegt wurden.

---

3. Das Epithel des Nebenhodens.

Obwohl bereits vor längerer Zeit von O. Becker[1]) manche Eigenthümlichkeiten des Epithels des Nebenhodens beim Menschen und bei Thieren richtig erkannt und die Angaben desselben von anderen Forschern (Kölliker, Henle) bestätigt wurden, so ist doch, so viel mir bekannt, noch von keiner Seite der Versuch gemacht worden, eine Parallele zwischen den epithelialen Zellen des Hodens und des Nebenhodens zu ziehen. Dass eine solche jedoch wohl berechtigt ist und dass in den Zellen des Nebenhodens derselbe Typus, wenn auch in minderer Ausbildung sich wiederholt, wie wir ihn im Hoden kennen gelernt haben, mögen die nachfolgenden Bemerkungen erweisen, durch welche ich zugleich darzuthun hoffe, dass das Studium des Nebenhodenepithels für die richtige Auffassung der verschiedenen zelligen Hodenelemente und ihrer Betheiligung bei der Samenbildung nicht ohne Bedeutung ist.

Meine Aufmerksamkeit richtete sich insbesondere auf jenen oberen, aus dem Zusammenfluss der Vasa efferentia (Coni vasculosi) hervorgegangenen Abschnitt des gemeinschaftlichen Nebenhodenkanals, an welchem Becker die besonders mächtige Entwicklung seines Epithels hervorhob. Becker fand dasselbe beim Menschen in seinem höchst entwickelten Zustande, insbesondere dann, wenn der Hoden gleichzeitig in voller Thätigheit ist und von Samen strotzt, zusammengesetzt aus »völlig cylindrischen, gerade abgestutzten, äusserst zartwandigen Zellen« von bedeutender Länge (0,042—0,056 Mm.), versehen mit grossen, immer unterhalb der Mitte befindlichen Kernen und »mit den längsten Cilien, die im Menschen beobachtet sind«; von den kleinsten kaum bemerkbaren Fortsätzen an sah er die Cilien in jeder Längenverschiedenheit bis zu der enormen Länge von 0,035 Mm. Als zweite Eigenthümlichkeit der Cilien erwähnt Becker ihre Eigenschaft, »leicht zusammenzukleben, so dass es oft den Anschein hat, als wenn aus dem Innern der Zelle ein solider Kegel hervorrage, nicht aber der Rand der Zelle mit Cilien besetzt sei.« Dass diese Kegel jedoch aus äusserst feinen Cilien zusammengesetzt sind, erkannte Becker deutlich an Hoden, welche, durch Kälte gegen Fäulniss geschützt, einige Tage gelegen hatten. Unter-

1) O. Becker, Ueber Flimmerepithelium und Flimmerbewegung im Geschlechtsapparate der Säugethiere und des Menschen in Moleschott's Untersuchungen etc. II. 1857.

halb der so beschaffenen Flimmerzellen glaubte Becker »mehrere Schichten kleiner Zellen, deren Kern ihre Höhle fast ganz ausfüllt«, erkannt zu haben und er nennt daher das Epithel in dem in Rede stehenden Theil des Nebenhodenkanals ein »mehrfach geschichtetes«. Aehnlich lautet die Beschreibung Kölliker's[1]), nur spricht derselbe nicht von mehreren, sondern von einer einfachen Lage kleiner rundlicher Zellen unterhalb der mächtig entwickelten »walzenförmigen« Zellen mit 0,022—0,033 Mm. langen Cilien und auch Henle[2]) sagt, dass sich unter den grossen, von ihm als »kegelförmig« bezeichneten Flimmerzellen »eine einfache Schicht kleiner kugliger Zellen, deren Kerne kaum 0,005 Mm. messen«, befinde.

Meinen Beobachtungen zufolge sind alle diese Angaben insofern nicht zutreffend, als die langen Säulen der bewimperten Zellen die ganze Breite des Epithelsaumes einnehmen, indem sie mit ihrem centralen Ende an das Kanallumen angrenzen, mit dem entgegengesetzten peripherischen Ende aber der fibro-muskulösen Wandschicht aufsitzen. Die kleinen Rundzellen, welche, wie ich mit Kölliker und Henle finde, nur eine einzelne Lage bilden und welche bei einem Durchmesser von 0,006—8 Mm. Kerne von 0,005 Mm. umschliessen, sind demnach nicht unterhalb jener langen Zellen gelegen, sondern zwischen dieselben eingeschaltet oder vielmehr in halbkreisförmige Ausschnitte derselben, welche sich unmittelbar über ihrem Fussende befinden, eingedrückt. An den im Zusammenhange isolirten Cylinderzellen erscheinen demnach die leeren Lagerstätten der kleinen Rundzellen als kreisförmige Lücken in den peripherischen Theilen der Zellpalissaden (Fig. 21a), die einzelne Zelle aber zeigt in ihrer Form eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der Form der Spermatoblasten, der breite cylindrische Zellkörper steht mittelst einer schmalen, von concaven Bogenlinien begrenzten Säule mit einer wiederum breiteren Fussplatte in Verbindung (Fig. 21b), doch ruhen die Rundzellen nicht oberhalb dieser Fussplatten, sondern sie treten durch Lücken zwischen denselben mit der Tunica fibrosa der Kanälchen in Berührung und man sieht sie letztern öfters noch anhaften, nachdem die langen Cylinderzellen herausgefallen sind (Fig. 22). Aehnlich sind die Verhältnisse im Nebenhoden der Kaninchen, nur finde ich hier die Rundzellen grösser (0,013—0,016 Mm.) und

1) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. 5. Aufl. p. 525.

2) Henle, Splanchnologie. p. 363.

mit gelblichen Fettgranulis erfüllt, sie befinden sich theils (Fig. 23a, b) zwischen den langen Cylinderzellen, wie beim Menschen, theils (Fig. 23c) gewissermassen von unten her in die Fussenden derselben eingedrückt und von ihnen kappenartig umschlossen.

Auch hinsichtlich der Beschaffenheit der Kerne, die sich übrigens keineswegs constant unterhalb der Mitte der cylindrischen Zellen befinden, wie Becker behauptet (vgl. Fig. 21a), gleichen die letzteren den Spermatoblasten des Hodens, sie sind oval, bläschenartig hyalin und mit deutlichen Kernkörperchen versehen, während die Kerne der Rundzellen körnig und rund sind. Bisweilen finden sich zwei Kerne in verschiedener Höhe der Zelle. Besonders beachtenswerth aber erscheint mir das Verhalten der sogen. »Cilien«, es stellen dieselben, wie Becker es beschrieben, einen kegelförmigen, gestreiften, an den Enden öfters aufgefaserten Anhang der Zelle von mässiger Länge dar, der nicht immer deutlich durch einen Basalsaum von dem Protoplasma der Zelle selbst abgegrenzt ist.

Dass es sich hier, wie Becker meint, um eine einfache »Verklebung« ursprünglich getrennter feiner Härchen handelt, scheint mir sehr fraglich, da letztere weder im frischen Zustande noch nach Behandlung mit Reagentien (Müller'sche Flüssigkeit) gesondert hervortreten; viel wahrscheinlicher ist mir die Auffassung jener Anhänge als ursprünglich compacter Masse, in welcher eine Differenzirung und Zerspaltung in einzelne Cilien nur in unvollkommener Weise zu Stande kommt. Jedenfalls dürfte der Gedanke kaum abzuweisen sein, dass sie gewissermassen eine Mittelstellung einnehmen zwischen den Cilien gewöhnlicher Flimmerzellen und den grossen Spermatoblasten-Lappen des Hodens, aus denen sich die Spermatozoiden entwickeln.

Vergleichen wir hiernach Hoden und Nebenhoden, so werden wir sagen müssen, dass ersterer seiner hervorragenden physiologischen Funktion entsprechend, zwar höher entwickelte und mannichfacher differenzirte Zellformationen besitzt, als der Nebenhoden, dass beide aber nach gemeinschaftlichem Plane angelegt sind, und wir können hinzufügen, dass, wie Becker hervorgehoben hat, auch die physiologische Entwicklung beider Hand in Hand geht, insofern zur selben Zeit, wo die Samenbildung im Hoden in Blüthe steht, auch das Epithel des Nebenhodens seine höchste Entwicklung erfährt, während das Epithel der als einfache Ausführungswege dienenden Vasa efferentia von der Geburt ab bis in's späte Alter fast völlig sta-

tionär bleibt. Denken wir uns im Nebenhoden die Rundzellen in grösserer Zahl vertreten und zwischen den Cylinderzellen vielfach übereinandergethürmt und denken wir uns gleichzeitig die »Cilien« der letzteren zu Spermatoblasten-Lappen herangewachsen, so wäre damit der Uebergang zur wirklichen Hodenstructur gegeben. Ob ein solcher Uebergang unter gewissen Umständen sich wirklich realisirt und somit der Nebenhoden auch functionell befähigt werden kann, vicariirend für den Hoden einzutreten, dürfte weiterer Nachforschungen werth sein.

Erst nach Vollendung vorstehend mitgetheilter Untersuchungen und während der Abfassung des Manuscripts lernte ich die neuerdings aus Ludwig's Laboratorium hervorgegangene von V. von Mihalkovics veröffentlichte Arbeit »Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens« (Berichte der math.-physik. Klasse der Kgl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften Juli 1873) kennen und erlaube ich mir, hiermit nachträglich in Bezug auf einen Punkt, in welchen unsere beiderseitigen Beobachtungen divergiren, noch Folgendes beizufügen:

Mihalkovics erklärt die von Sertoli und Merkel beschriebenen, verästelten Zellen im Innern der Samenkanälchen, sowie das damit identische »Keimnetz« v. Ebner's für Kunstproducte, entstanden »durch die Gerinnung einer die Zwischenräume der Samenzellen ausfüllenden zähen Flüssigkeit.« Ich zweifle nicht daran, dass Mihalkovics in den von ihm untersuchten Hoden ein solches Gerinnungsprodukt vor sich gehabt hat; es scheint mir aber, dass seine Beschreibung desselben als bestehend aus »soliden, von zwei scharfen Contouren begrenzten, homogenen, glänzenden Balken, die ein Netzwerk mit rundlichen Maschen und verdickten Knotenpunkten bilden« wenig passt auf die Gebilde, welche jene Autoren beschrieben und als zellige Elemente gedeutet haben; für diese sind die in regelmässiger Anordnung eingelagerten Kerne, das körnige, protoplasma-artige Aussehen, die blassen, unbestimmten Contouren charakteristisch und diese Eigenschaften stellen in der That ihre Zellennatur fest. Dass Mihalkovics nicht erkannt hat, dass die Spermatoblasten sich unter der Form ästiger Zellen darstellen können, dürfte daraus sich erklären, dass bei den von ihm vorzugsweise untersuchten Kater- und Eberhoden, über welche mir

keine Beobachtungen zu Gebote stehen, die Spermatoblasten die einfachere Säulenform beizubehalten scheinen und nicht, wie ich es bei den von mir untersuchten Thierspecies finde, durch die zwischen sie eingepressten Rundzellen zu einem maschigen Fachwerk umgestaltet sind. Ich habe meinerseits in den Hodenkanälchen niemals ein aus »glänzenden homogenen Balken« zusammengesetztes Netzwerk gesehen, welches mir den Verdacht eines Gerinnungsproductes erweckt hätte und kann ein solches natürlich auch nur in solchen Hoden auftreten, bei denen die Zellen sich nicht unmittelbar berühren, sondern Zwischenräume bestehen bleiben, die von der Samenflüssigkeit ausgefüllt werden. Wohlbekannt ist mir dagegen ein solches artificielles Netzwerk aus Durchschnitten gehärteter Nebenhoden, wo dasselbe das Lumen des Kanals ausfüllt und wo an der Bildung desselben ausser dem geronnenen Inhalte auch die mit demselben verschmelzenden grossen Cilienlappen participiren. (Fig. 24.)

Königsberg i. Pr., August 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII.

Fig. 1—5. Aus dem Hoden von Rana temp.

Fig. 1 A. Reifer Samenfaden im natürlichen Zustande, 1 B Samenfaden nach Aufquellung des Mittelstückes a in wässriger Haematoxylin-Lösung.

Fig. 2 a, b, c Rundzellen aus den Samenschläuchen, Osmium-Präparat.

Fig. 3. Spermatoblasten ebendaher, Osmium.

a, b, c, d verschiedene Formen einfacher Spindelzellen.

e, f Spindelzellen, deren breiterer Fortsatz eine lineare Strichelung die erste Anlage der Spermatozoiden erkennen lässt.

g, h Spindelzellen, deren breiter Fortsatz ein Spermatozoiden-Büschel trägt.

Fig. 4. Schnitt aus dem in Osmium-Säure gehärteten Hoden eines in der Kopulation begriffenen Frosches.

a, a Durchschnitte von zwei Samenschläuchen, die durch einen schmalen, von fettigen Granulis durchsetzten Bindegewebsbalken b von einander getrennt sind.

c Rundzellen, d Spermatoblasten.

α Querschnitt eines Ausführungsganges.

Fig. 5. Flächenansicht eines Samenschlauches.
a Rundzellen, b das fettig granulirte Protoplasma der Fussenden der Spermatoblasten zwischen ersteren.

Fig. 6—16. Aus den Hoden der Ratte. Präparate aus Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 6. Tunica propria der Samenkanäle mit ihren Kernen.

Fig. 7. Fussplatte isolirter Spermatoblasten.

Fig. 8. Dieselben im Zusammenhange.
a Scheinbare Lücke zwischen denselben,
b, b Kerne der Fussplatten,
c, c, c kleine Fetttröpfchen in denselben,
d, d, d aufgelagerte kleine Rundzellen.

Fig. 9. Aehnliches Präparat, die Rundzellen (d, d) nur theilweise erhalten, bei a, a, a scheinbare Lücken, den Eindrücken der herausgefallenen Rundzellen entsprechend.

Fig. 10. Aehnliches Präparat, bei e, e, e die kurz abgebrochenen perpendiculären Fortsätze der Spermatoblasten.

Fig. 11—15. Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Spermatoblasten.

Fig. 16. Fertige Spermatozoiden, b ein Zwillings-Spermatozoid.

Fig. 17—19. Aus dem Hoden des Kaninchen. Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 17. a Kleinere granulirte, b, b grössere glasige Rundzellen mit fazettenartigen Vertiefungen.

Fig. 18. Fussplatten der Spermatoblasten, ein scheinbares Netzwerk bildend.
a, a aufgelagerte Rundzellen,
b, b die Kerne der Spermatoblasten.

Fig. 19. Profilansicht der Spermatoblasten,
a ein einfacher Spermatoblast mit büschelförmiger Spermatozoiden-Anlage,
b drei aneinanderstossende Spermatoblasten, von denen zwei kurz abgebrochen sind,
α, α zwischen die Säulen derselben eingeschaltete Rundzellen.

Fig. 20. Verschiedene Formen der Spermatoblasten des Menschen — Müller'sche Flüssigkeit.

Fig. 21. Grosse Cylinderepithelien des Nebenhodenkanals des Menschen, a im Zusammenhange, b isolirt, bei β die kegelförmigen Cilienlappen.

Fig. 22. Querschnitt durch denselben, die Cylinderepithelien sind herausgefallen, die zurückgebliebene Rundzellen (α) der Tunica fibrosa anhaftend

Fig. 23. Nebenhodenepithel des Kaninchen, α fettiggranulirte, zwischen die Cylinderzellen eingedrückte Rundzelle, β, β die grossen Cilienlappen.

Fig. 24. Querschnitt durch den Nebenhodenkanal der Ratte, das Lumen mit netzförmig geronnenem Inhalt erfüllt.

Ueber amöboide Bewegungen des Kernkörperchens.

Von

Prof. Dr. **Th. Eimer.**

Hierzu vier Holzschnitte.

Vor Kurzem hat Herr Alexander Brandt amöboide Bewegungen des Keimflecks aus den Eiern von Blatta orientalis beschrieben [1]) und spricht die Vermuthung aus, es werde sich dieses Verhalten bald als eine sehr verbreitete Grundeigenschaft des Kernkörperchens überhaupt herausstellen.

Ich bin in der Lage, in Folgendem einen Beitrag zum Nachweise der Berechtigung dieser Vermuthung zu liefern, welcher sich gründet auf Beobachtungen, die ich schon vor 3 Jahren gemacht habe, bisher jedoch desshalb nicht veröffentlichte, weil sie von mir beabsichtigten weiteren Mittheilungen über das thierische Ei eingefügt werden sollten.

Im November 1871 gewahrte ich an den in indifferenten Flüssigkeiten (so viel ich mich erinnere, in der Augenflüssigkeit und in Jodserum) untersuchten Keimflecken der Eier von Welsen (Silurus glanis), welche damals ein Würzburger Fischer in stattlichen Exemplaren lebend aus der Donau erhalten hatte, zuerst Bewegungserscheinungen.

An einem der grossen (0,034 Mm.) Keimflecke erschien zunächst eine uhrglasähnliche Erhebung, welche sich langsam zu einer

1) Im 4. Hefte des X. Bandes dieses Archivs und in den Mém. de l'acad. impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Sér. T. XXI. 1874.

bedeutenderen, zuletzt zipfelartig sich ausziehenden Hervorragung vergrösserte, wieder verkleinerte und verschwand. Dafür trat an einer anderen Stelle des Keimflecks eine ähnliche Erhebung auf; andere Male waren ihrer 3 und 4 gleichzeitig vorhanden, erscheinend und schwindend in langsamem Wechsel.

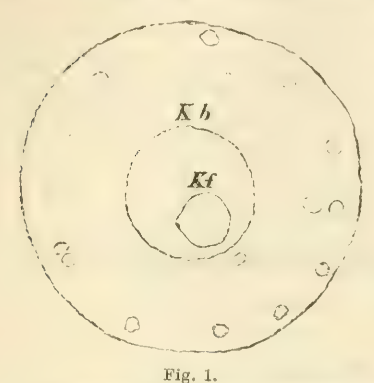


Fig. 1.
Eierstocksei vom Wels (Silurus glanis) von 0,138 Mm. Durchmesser. Kb Keimbläschen (0,027 Mm.), Kf Keimfleck.

Dasselbe sah ich in der Folge an zahlreichen anderen Keimflecken der Eier des Welses und ebenso an denen des Karpfen. Zuweilen zeigten die Erhebungen ein etwas helleres Aussehen als die Hauptmasse des Keimflecks, wie wenn sie in Beziehung auf die stoffliche Zusammensetzung von dieser etwas verschieden wären, ähnlich den Fortsätzen von Amöben oder jenen der farblosen Blutkörperchen. Und öfters erschienen dann die Erhebungen von der ursprünglichen Kugel oder Ellipsoidform des Keimbläschens wie durch eine zarte Scheidewand getrennt, so dass der Verdacht rege wurde, es handle sich in solchen Fällen um einen Diffusionsvorgang, um so mehr, als ähnliche Bilder bei Untersuchung der Keimflecken in ungeeigneten Flüssigkeiten, sowie auch als Leichenerscheinung sehr gerne auftreten. Dagegen sprach jedoch der auch hier stattfindende stetige Wechsel der Erscheinung, ihr Entstehen und Schwinden bald an der, bald an jener, bald nur an einer Stelle, dann wieder an verschiedenen zugleich, ferner der Umstand, dass auch hier die Fortsätze, gleich Pseudopodien, langsam aus- und eingezogen wurden.

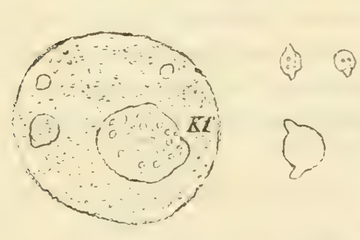


Fig. 2.
Keimbläschen eines Karpfeneies, 0,115 gross; Kf grösster Keimfleck, 0,04 Mm. im Durchmesser.

Fig. 3.
Keimflecke aus einem Ei des Karpfen.

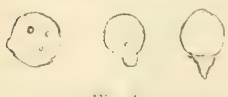


Fig. 4.
Keimflecke aus einem Ei des Welses in 3 nacheinander aufgetretenen Formen.

In Folge des Auftretens dieser Fortsätze an verschiedenen Stellen der Kugeloberfläche beobachtete ich zuweilen Lageveränderungen des ganzen Keimflecks, theilweise Drehungen desselben, eine Wirkung der Störung der Gleichgewichtslage des in der flüssigen Masse des Keimbläschens schwebenden Korperchens.

Seinen eigenen Beobachtungen schliesst A. Braun Angaben von R. Wagener, Stein, Leydig, Claus, Landois und von la Valette St. George über unregelmässige Formen der Keimflecke an, welche durch Contractilität ihre Erklärung finden. Dasselbe gilt für die Beobachtungen, welche ich über die Kernkörperchen der grossen Kerne des Granulosaepithels der Ringelnatter im VIII. Bande S. 236 dieses Archivs [1]) mitgetheilt und dort in Fig. 26, Taf. XII abgebildet habe. Ich sagte dort: „Wenn zwei Kernkörperchen sich eben von einander getrennt hatten, so waren sie hie und da wie durch etwas protoplasmaartige Masse noch zusammengehalten, welche offenbar durch die beiden von einander sich entfernenden Gebilde als weiche Masse ausgezogen wurde, um später doch noch zwischen beiden sich zu theilen.

Die zwei neugebildeten und noch nahe aneinander liegenden Kernkörperchen liefen oft an einer Seite eigenthümlich spitz aus, wie die zwei Theilprodukte, in die man einen zähen Pechtropfen auseinandergezogen sich denkt.“

Bei dieser Gelegenheit erlaube ich mir noch auf ein Missverständniss hinzuweisen, zu welchem die Darstellung meiner Auffassung vom Baue des Zellkernes Auerbach Veranlassung gegeben zu haben scheint, indem derselbe an mehreren Stellen seines diesem Körper gewidmeten Buches [2]) sich in dem Sinne äussert, als ob ich dem Kern ein „festes, mehrschaliges Gefüge“ zuschreibe, welcher Auffassung er dann die gegenüberstellt, es sei die Grundsubstanz des Kerns eine sehr weiche, wenn nicht flüssige Masse [3]). Beim Wiederdurchlesen meines Aufsatzes [4]) kann ich Anhaltspunkte für jenes Missverständniss nicht finden, es seien denn die Worte, mit welchen ich die verschiedenen von mir am Kern beschriebenen Schichten bildlich als „Schalen“ bezeichne [5]). Dass ich mir aber diese Schalen

1) Th. Eimer, Unters. über die Eier der Reptilien I.

2) Auerbach, Organologische Studien, I. Heft, zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne, Breslau 1874.

3) z. B. S. 137 a. a. O.

4) Th. Eimer, Zur Kenntniss vom Baue des Zellkerns. Dieses Arch. Bd. VIII. S. 145 ff.

5) In demselben Sinne möchte ich an Stelle der Bezeichnung »Körnchenkreis«, welche nur auf optische Durchschnittsbilder sich bezieht, da wo es sich um die Berücksichtigung des körperlichen Verhaltens handelt, den Namen »Körnchenschale« vorschlagen; dieser Ausdruck würde dann auch den von Auerbach gewählten »Sphäre« zu decken vermögen.

fest dächte, finde ich nirgends angedeutet. Die Thatsache, dass ich Theilungs- und Knospungsvorgänge des Kernkörperchens einschliesslich zweier dieser „Schalen", nämlich des hellen, um das letztere liegenden Hofs und darauffolgenden Körnchenkreises beschreibe, deutet vielmehr auf das Gegentheil und weichen meine Ansichten in der That in dieser Beziehung durchaus nicht von denjenigen Auerbach's, welche ja aus guten Gründen die allgemein üblichen sind, ab.

Rhizopodenstudien[1]).

Von

Franz Eilhard Schulze.

IV.

(Hierzu Tafel XVIII u. XIX.)

Aus der Gruppe der Rhizopoden mit breit abgerundeten lappen- oder fingerförmigen Pseudopodien gedenke ich hier nur einige weniger bekannte Formen näher zu besprechen.

Quadrula symmetrica, m. = Difflugia symmetrica, Wallich.

Taf. XVIII Fig. 1—6.

Sowohl hier bei Graz als in Rabenau bei Dresden habe ich am Grunde verschiedener Süsswassersammlungen ziemlich häufig einen Rhizopoden mit einem aus lauter quadratischen glashellen Platten zusammengesetzten Gehäuse angetroffen, welchen ich lange Zeit für neu hielt, bis ich gelegentlich fand, dass Wallich in seinem Aufsatze: »On the extent and causes of structural variation among the Difflugian Rhizopodes«[2]) unter dem Namen Difflugia symmetrica mit wenigen Worten und einer Abbildung, Fig. 26, ein Thier kurz dargestellt hat, welches höchst wahrscheinlich mit dem

1) Auf die inzwischen erschienenen, mir aber erst nach Abfassung dieses Aufsatzes zugegangenen Arbeiten von Hertwig und Lesser (dieses Archiv, Supplementheft zum X. Bande) sowie von Greeff (dieses Archiv, XI. Band, 1. Heft) über zahlreiche Rhizopoden, welche mit den von mir studirten zum Theil identisch, zum Theil sehr nahe verwandt sind, gedenke ich in einem folgenden Artikel bei Gelegenheit einer vergleichenden kritischen Uebersicht näher einzugehen.

2) Annals of natur. history Bd. VIII. 1864. p. 215.

von mir beobachteten identisch ist. Da aber die Gattung Difflugia doch nur solche lobosa umfasst, welche ein aus fremden Körpern gebildetes oder mit denselben besetztes, jedenfalls aber kein aus Platten zusammengesetztes Gehäuse besitzen, so scheint mir für unsere Form die Aufstellung einer neuen Gattung unbedingt nothwendig. Nach der viereckigen, annähernd quadratischen Gestalt der zum Aufbau des Gehäuses verwandten Platten habe ich den Gattungsnamen Quadrula gebildet.

Hinsichtlich der äussern Form gleicht das Thier einer seitlich comprimirten und an dem schmaleren Ende quer abgestutzten Birne mit gerader Längsaxe. Die Länge beträgt 0,084—0,01 Mm.; die etwa auf der Grenze zwischen hinterem und mittlerem Drittel gelegene grösste Breite 0,04—0,05 Mm., die ebendaselbst gemessene grösste Dicke 0,028—0,03 Mm. Ein zur Längsachse senkrecht geführter Durchschnitt (Querschnitt) würde überall eine reine Ellipse darstellen, wie das auch die Ansicht vom vorderen oder hinteren Ende schon direct zeigt (Taf. XXVIII, Fig. 3 und 4). Die am Vorderende befindliche Mündung wird von zwei den flacheren Seiten entsprechenden Lippen mit etwas convexem Rande und zwischenliegenden (den schmaleren Seitenrändern entsprechenden) seichten Auskehlungen gebildet (Fig. 2). Der Panzer besteht aus einer grossen Anzahl völlig structurloser und glasheller Platten, welche mit den Seitenrändern genau aneinanderstossen und der Oberfläche des Thieres entsprechend gebogen sind. Die Form dieser Platten ist meistens ganz oder annähernd quadratisch, indessen können hie und da auch verzogen viereckige ja ausnahmsweise wohl gar dreieckige vorkommen, wenn es die Biegung der Fläche oder die ganze Anordnung für das vollständige Aneinanderschliessen erfordert.

Die Grösse der Platten variirt bedeutend nach der Körperregion, auch wohl nach den Individuen. Die grössten Platten von circa 0,012 Mm. Seitenlänge, welche zugleich auch die am regelmässigsten geformten zu sein pflegen, kommen gewöhnlich an der Breitseite in der mittleren Region oder auch unmittelbar am Mündungsrande vor, die kleinsten dicht oberhalb dieser Mündungsrandplatten. Hinsichtlich der Plattenanordnung muss man regelmässig gebaute Panzer von solchen unterscheiden, welche einen abnormen und dabei gewöhnlich unsymmetrischen Bau zeigen. Bei einem normal gebauten Panzer sieht man die Platten in ganz oder annähernd rechtwinklig sich schneidenden Längs- und Querreihen so angeordnet, dass die

Grenzlinien gewöhnlich ganz herumlaufen, wobei sich meistens eine Längslinie gerade in der Mitte des schmalen Randes findet, während die Mitte der breiten Fläche von einer Plattenlängsreihe eingenommen zu werden pflegt. (Vgl. Fig. 1, 2, 3 und 5.) Die Zahl der Längs- und Querreihen scheint ziemlich zu variiren. Durchschnittlich sind 10—12 annähernd parallele Querreihen und jederseits 6—8 Längsreihen vorhanden. Eine eigenthümliche Störung dieser Symmetrie findet sich dicht hinter den die Mündung umsäumenden Marginalplatten. Während nämlich diese letzteren stets eine geschlossene Reihe grosser gleichmässig quadratischer Platten darstellen, welche am freien Rande durch eine Art von verdickter Randleiste ausgezeichnet sind, so zeigt sich dicht hinter denselben eine Querreihe, welche keilförmig auslaufend, aus allmählich kleiner werdenden Platten besteht. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass die kleinsten Platten der zweiten Reihe die zuletzt gebildeten, die jüngsten sind, und dass gerade an dieser Stelle beim Wachsthum des Thieres neue Platten angelegt werden.

Sind nun auch die in so regelmässiger Weise gebauten Panzer die bei Weitem häufigsten, so kommen daneben doch auch zahlreiche Anomalien vor. Oft liegen die Platten an der einen Flachseite des Panzers in regelmässigen Längs- und Querreihen geordnet, während an der andern einige Reihen schräge ziehen und desshalb eine Anzahl von Platten nicht die gewöhnliche Quadratform zeigen sondern als Trapezoide oder Dreiecke die übrig bleibenden Lücken füllen. Bisweilen ist auch der hintere Theil des Panzers, in anderen Fällen der vordere allein unregelmässig gebildet.

Bei verhältnissmässig geringem Druck kann man jede, besonders aber die leeren Schalen in ihre Bestandtheile, die einzelnen Platten, zersprengen.

Häufig findet man auch in leeren Schalen eine Anzahl freier oder zu Paqueten zusammengeschobener Platten.

Der durch gröbere und feinere Körnchen ziemlich gleichmässig getrübte Weichkörper füllt das Gehäuse gewöhnlich nicht vollständig aus. Durch den zwischen beiden Theilen übrig bleibenden, mit heller Flüssigkeit erfüllten Raum ziehen einige dünne Protoplasmastränge quer hindurch, welche mit etwas breiterer Basis von dem hinteren breitern Theile des Weichkörpers ausgehen, sich ziemlich gleichmässig zuspitzen und mit ihrem äusseren spitzen Ende sich an die Panzerwand inseriren.

In dem voluminöseren hinteren Theile des Weichkörpers liegt ziemlich central ein grosser heller kugliger Kern mit einem deutlich erkennbaren dunkelen ebenfalls kugeligen Kernkörperchen in der Mitte. Vor dem Kerne aber etwas seitwärts sieht man ein oder mehrere, gewöhnlich zwei pulsirende Vacuolen.

Die etwa aufgenommenen Nahrungsmittel pflegen sich in dem mittleren Abschnitte des Leibes anzuhäufen.

Von dem stets dem Mündungsrande der Schaale anliegenden Vorderende des Weichkörpers gehen die breiten fingerförmigen und mit stumpf-abgerundeten Enden versehenen Pseudopodien ab, welche entweder ganz einfach sind oder sich ein- höchstens zweimal gablig theilen.

Ich finde die Masse, aus welcher die Pseudopodien bestehen, nicht durchaus hyalin, sondern mit sehr vielen äusserst feinen Körnchen durchsetzt, welche besonders in der Mitte deutlich wahrnehmbar sind, aber auch in den Randpartien keineswegs fehlen.

Pseudochlamys patella, Claparède und Lachmann.

Taf. XVIII. Fig. 7—14.

In den Etudes sur les infusoires et les rhizopodes haben Claparède und Lachmann im Jahre 1868 einen bis dahin unbekannten Rhizopoden unter dem Namen Pseudochlamys patella beschrieben und abgebildet, welcher wegen des Besitzes einer nicht festen und starren, sondern sehr elastischen, biegsamen, dem Gehäuse einer flachen Patella gleichenden Schale als eine Uebergangsform zwischen den nackten und gepanzerten »Amoebéens« hingestellt wurde.

Das Thier scheint weit verbreitet und überall häufig zu sein; wenigstens habe ich es sowohl bei Rostock als bei Graz in vielen Exemplaren im schlammigen Bodensatze der verschiedensten Süsswässer angetroffen. Der kurzen aber genauen Schilderung der Entdecker stimme ich im Allgemeinen bei, glaube aber noch einige nicht unwichtige Einzelheiten hinzufügen zu können.

Die gewöhnlich ziemlich flach ausgebreitete uhrglasförmige Schale besteht aus einer chitinartigen Substanz und ist nicht überall gleich stark, sondern in der Mitte am dicksten und läuft nach dem kreisförmigen Rande zu in eine ganz dünne Membran aus. Wie schon Claparède und Lachmann hervorhoben, ist sie unge-

wöhnlich biegsam, so dass sie in der mannichfachsten Weise sowohl von dem Thiere selbst als auch durch äussere Einwirkungen gefaltet und gebogen werden kann. Dies gilt aber ganz besonders von der dünneren Randpartie, welche sehr häufig eingerollt, auch wohl nach innen oder nach aussen ganz oder theilweise umgeschlagen werden kann. In den Figuren 8—14 der Taf. XVIII habe ich einige solcher Faltungs- und Biegungszustände wiederzugeben versucht. Die hellbräunliche Färbung kann in der Intensität ausserordentlich verschieden sein; bald ist sie kaum zu bemerken, bald ziemlich stark ausgeprägt, stets aber in dem mittleren Theile am deutlichsten, so dass die Randpartie gewöhnlich fast farblos erscheint und leicht übersehen werden kann.

Mit starken Vergrösserungen habe ich zuweilen, besonders deutlich an dem mittleren Theile eine sehr feine Gitterzeichnung mit kleinen, regulär sechseckigen Maschen wahrgenommen (Taf. XVIII, Fig. 13), ähnlich derjenigen, welche am Gehäuse von Arcella so ausgeprägt zu sehen ist. Ich halte sie durch feine Verdickungsleisten der concaven Innenfläche bedingt.

Der Weichkörper des Thieres ist von platter Kuchenform und mit der eben beschriebenen Schale in der Weise verbunden, dass er mit seiner oberen Fläche dem mittleren Theile der concaven Schalenseite unmittelbar anliegt, während der Schalenrand, wie das auch Claparède und Lachmann in Fig. 6 auf Taf. 22 ihres Werkes darstellen, im Allgemeinen frei bleibt. Indessen habe ich in den meisten Fällen auch eine eigenthümliche Verbindung des Weichkörpers mit dem peripherischen Theile der Schale wahrgenommen, vermittelt durch eine Anzahl schmaler und spitz auslaufender Protoplasmastränge oder Fäden, welche von dem Seitenrande des kuchenförmigen Hauptkörpers sich allmählig verschmälernd ziemlich radiär zu dem Schalenrande hinziehen und sich hier mit ihren Endspitzen inseriren (Fig. 8, 9, 10 und 14). Es stellen diese Protoplasmafäden gleichsam die Muskeln dar, mit welchen das Thier die Randtheile seiner Schale regieren kann. Bisweilen scheinen übrigens diese Stränge auch fehlen zu können, wenigstens habe ich sie bei ganz ruhig auf einer glatten Unterlage festsitzenden Thieren, wie sie in Fig. 7 und 11 abgebildet sind, nicht bemerkt.

In Mitten des mit gröberen und feineren Körnchen durchsetzten Protoplasmaleibes lässt sich meistens sehr deutlich auch schon ohne Anwendung von Reagentien, jedenfalls aber mit deren Hülfe

ein rundlicher Kern erkennen. Um einen stärker lichtbrechenden und gänzlich homogenen kugligen Körper findet sich ein heller Hof, welcher sich nach aussen ziemlich scharf abgrenzt. Ich betrachte das Ganze als einen Kern, sehe daher in dem inneren homogenen Körper einen Nucleolus. Selten nur fand ich zwei derartige Kerne nebeneinander. (Fig. 8.)

Pulsirende Vakuolen kommen bei Pseudochlamys, wie auch Claparède und Lachmann angeben, gewöhnlich mehrfach in der Randpartie des kuchenförmigen Protoplasmakörpers vor. Zuweilen formiren sie einen förmlichen Ring.

Ausser den vorhin erwähnten spitzen Haftfäden, welche zur Schale ziehen, finden sich am Rande und an der Unterfläche des Weichkörpers als pseudopodienartige Fortsätze zunächst eigenthümlich rundliche, knollig aussehende kurze homogene Vortreibungen (Fig. 14); ausserdem aber wird zu Zeiten, besonders bei aussergewöhnlichen Anstrengungen ein — selten mehrere — langer fingerförmiger heller und homogen erscheinender Fortsatz von der Unterfläche hervorgetrieben, welcher in seiner Form durchaus den lappenartigen Pseudopodien der Arcellen und Difflugien gleicht. Der Vermuthung Claparède's und Lachmann's, dass jene Thiere, an welchen diese seltener zu beobachtenden Fortsätze auftreten, vielleicht zu einer anderen Species gehören, kann ich keineswegs beistimmen. Es lässt sich nämlich durchaus kein Unterschied zwischen den ruhig dasitzenden oder sich langsam über eine glatte Fläche hinschiebenden fortsatzlosen Thieren und denjenigen auffinden, welche in kritischen Situationen (etwa wenn sie auf dem Rücken liegend sich wieder aufrichten wollen oder durch absichtlich von mir erzeugte Strömungen hin und her getrieben oder umgewälzt werden) gelegentlich einen solchen fingerförmigen Fortsatz ausstrecken, sich mit demselben festhalten oder aufrichten und ihn darauf wieder einziehen.

Einmal sah ich zwei Exemplare mit ihren Bauchflächen aneinanderhaften und mehrere fingerförmige Fortsätze durch die Spalte zwischen den beiden Schalen vorschieben.

Hyalosphenia, Stein.

Taf. XVIII, Fig. 15—22.

Im Jahre 1857 wurde von Stein[1]) eine neue Rhizopodengattung Hyalosphenia aufgestellt und nach einer bei Prag aufgefundenen Species folgendermassen characterisirt: »Gehäuse oval, nach vorne zu sehr stark keilförmig abgeplattet, am vorderen Ende gerade abgestutzt, ohne lippenartige Ränder, seiner ganzen Ausdehnung nach glasartig durchsichtig und farblos, ohne alle Spur polygonaler Eindrücke. Zu der engen Oeffnung wird immer nur ein einziges fingerförmiges Pseudopodium hervorgestreckt. Das Thier kann sich plötzlich und gewandt in den Grund des Gehäuses zurückziehen, wobei aller Zusammenhang mit der Gehäusemündung aufgehoben wird.«

Eine in diese Gattung Hyalosphenia Steins gehörige Rhizopodenform habe ich einmal im Wallgraben bei Rostock und dann in grosser Menge in einem Bassin des botanischen Gartens hier in Graz gefunden.

Da ich nun gerne wissen wollte, ob diese Grazer Art mit der von Stein bei Prag entdeckten, aber noch nicht abgebildeten, als Hyalosphenia cuneata bezeichneten Species identisch sei, sandte ich einige Zeichnungen an Herrn Regierungsrath Stein in Prag, welcher darauf die Güte hatte, mir Zeichnungen der von ihm studirten Form mitzutheilen. Die Vergleichung dieser letzteren führte sofort zu der auch von Herrn Regierungsrath Stein ausgesprochenen Ueberzeugung, dass beide Formen als zwei durchaus verschiedene Species zu betrachten seien.

Ich nenne die von mir beobachtete Art Hyalosphenia lata und werde sie hier etwas näher beschreiben.

Hyalosphenia lata, nov. spec.

Taf. XVIII. Fig. 15—18.

Die Gestalt der ganz glashellen und völlig structurlosen dünnen membranösen chitinartigen Schale ist die einer ziemlich stark seitlich comprimirten und am dünneren Ende quer abgestutzten Birne.

---

1) Sitzungsberichte der K. Böhmischen Akademie der Wissenschaften. Januar 1857.

Ihre Länge beträgt circa 0,06 Mm., die in der Nähe des hinteren Endes gelegene grösste Breite circa 0,035, also fast $^{2}/_{3}$ der Länge; jedoch nimmt die Breite nach dem quer abgestutzten nur 0,0126 Mm. breiten Vorderende zu ziemlich stark ab. Auch die Dicke ist in der Nähe des Hinterendes am stärksten, nahe an 0,015 Mm., dagegen am Vorderende nur 0,004 Mm. Ein zur Längsaxe senkrecht gelegter Durchschnitt würde demnach eine Ellipse darstellen, wenn nicht besonders in der Mitte und am Hinterende des Thieres sich in der Nähe des Seitenrandes jederseits noch eine Längseinziehung fände, wodurch der Querschnitt mehr dem Längsschnitt einer Citrone ähnlich wird. (Fig. 17.) Dagegen stellt die am vorderen abgestutzten Ende gelegene Oeffnung in der That eine reine Ellipse dar; sie wird übrigens von einem schwach verdickten und zuweilen ein wenig nach aussen gebogenen Rande umsäumt.

Der Weichkörper füllt die Schale nicht vollständig aus, sondern ist von ihr durch einen besonders an dem schmalen Randtheile erheblichen mit heller Flüssigkeit gefüllten Raum getrennt, welcher von ähnlichen fadenförmigen Protoplasmasträngen, wie wir sie schon bei der oben besprochenen Quadrula und auch bei Pseudochlamys kennen gelernt haben, durchsetzt wird. Diese auch hier zur Anheftung an den hinteren Theil der Schale dienenden, spitz endigenden dünnen Stränge scheinen besonders von dem schmalen Rande auszugehen, während der breite Seitenrand der Schale bedeutend näher, vielleicht hie und da auch direct anliegt. (Fig. 17.)

Ausserdem ist eine constante Verbindung des Weichkörpers mit der Schale am Mündungsrande zu finden. Ein solches plötzliches Sichzurückziehen des Weichkörpers vom Mündungsrande in das Innere der Schale, wie Stein es an seiner H. cuneata beobachtete, habe ich hier niemals wahrgenommen.

Das homogene helle Protoplasma des Körpers wird von vielen ziemlich gleich grossen Kügelchen oder Körnchen von mattem Glanze durchsetzt. Es enthält in dem breiten hinteren Abschnitte einen 0,011 Mm. dicken kugeligen Kern mit einigen verhältnissmässig grossen, dunkel erscheinenden kugeligen Kernkörperchen, deren Zahl bis auf 6 und mehr steigen kann. Neben und vor dem Kerne bemerkt man gewöhnlich zwei in der Nähe des Seitenrandes gelegene pulsirende Vakuolen. Etwaige Nahrungskörper liegen in dem mittleren Abschnitt des Leibes vor dem Kerne.

Aus der Schalenöffnung werden grosse am Ende breit abge-

rundete fingerförmige Pseudopodien hervorgestreckt, gewöhnlich nur einer, zuweilen aber auch zwei oder drei, welche dann an der Basis zusammenzuhängen pflegen. Wie bei Quadrula fand ich auch hier die Pseudopodien von vielen sehr feinen Körnchen durchsetzt, deren fliessende Bewegung besonders in der Axenregion der längeren Fortsätze leicht zu sehen war.

Während die drei zuletzt besprochenen Rhizopoden in der Form ihrer abgerundet finger- oder lappenförmigen Pseudopodien untereinander ebenso übereinstimmen wie die früher behandelten unter sich in der Bildung ihrer dünnen langgestreckten fadenförmigen mehr oder weniger zum Verschmelzen geneigten Scheinfüsschen, so sind mir auch Rhizopoden begegnet, deren zur Bewegung und Nahrungsaufnahme dienende vorstreckbare Körperfortsätze sich weder zu den fingerförmigen, noch zu den ausgesprochen fadenförmigen Pseudopodien stellen liessen, sondern eigenartige Formcharactere anderer Art aufwiesen.

Ich werde mir erlauben, einige dieser hinsichtlich ihrer Pseudopodienform von den grossen Hauptgruppen abweichende Rhizopoden, wenn sie auch zum Theil schon bekannt sind, noch besonders zu besprechen.

Cochliopodium pellucidum, Hertwig u. Lesser.
Amphizonella vestita, Archer.

Taf. XIX. Fig. 1—5.

Im Jahre 1871 hat Archer eine ebensosehr durch genaue Beschreibung als durch sorgfältige und geradezu künstlerische Ausführung der Abbildungen ausgezeichnete Darstellung[1]) von einem kleinen Süsswasserrhizopoden gegeben, welchen er in die von Greeff[2]) gegründete Gattung Amphizonella stellte und A. vestita nannte, obwohl dieses Thier, wie Archer selbst erwähnt, entschieden

---

1) Quarterly journal of microscop. science. Vol. XI. Jahrgang 1871. p. 107 und Taf. VI. 1—5.

2) Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. II. p. 323.

die grösste Aehnlichkeit mit der schon im Jahre 1856 von Auerbach[1]) beschriebenen Amoeba bilimbosa und Amoeba actinophora hat, ja höchst wahrscheinlich mit einer dieser Formen identisch ist, und ausserdem die Zugehörigkeit zu der wenig scharf characterisirten Gattung Amphizonella Greeffs zweifelhaft erscheinen muss[2]).

Es handelt sich um ein in der äusseren Gestalt sehr veränderliches, im Allgemeinen wohl als sackförmig zu bezeichnendes Thier von höchstens 0,04 Mm. Durchmesser, an welchem sich die Schale, der von ihr dicht umschlossene Weichkörper und die eigenthümlichen Pseudopodien unterscheiden lassen.

Von vorne herein muss ich mich gegen die schon von Auerbach für seine Amoeba bilimbosa und Amoeba actinophora angenommene und auch von Archer vertretene Ansicht wenden, als decke die Schale den Binnenkörper allseitig und gleichmässig — sei also ein geschlossener Sack, welcher nur hie und da von kleineren oder grösseren Weichkörperfortsätzen durchbrochen werde. Ich kann dieser Auffassung nach längerem und sorgfältigem Studium nicht mehr beipflichten, habe vielmehr, nachdem ich selbst längere Zeit hindurch von dieser Ansicht eingenommen war, schliesslich die Ueberzeugung gewonnen, dass die Hülle, über deren Natur gleich weiter gesprochen werden soll, eine mit einer verhältnissmässig grossen Oeffnung versehene Kappe darstellt, welche nur wegen ihrer, besonders in der Randpartie ganz ausserordentlich grossen Weichheit und Biegsamkeit in so mannigfacher Weise durch den ihr stets dicht anliegenden Protoplasmakörper gefaltet, zusammengelegt und ausgebreitet werden kann, dass die verschiedensten und zum Theil sehr täuschenden Gestalt- und Lageveränderungen der Oeffnung zu Stande kommen.

Häufig, wenn ich an mehreren Stellen der Oberfläche zugleich Pseudopodien hervortreten sah, und zunächst an ein Durchtreten derselben durch verschiedene besondere Oeffnungen gedacht hatte, konnte ich mich bei Umwälzen des Thieres davon überzeugen, dass diese scheinbar selbstständigen Schalenöffnungen

---

1) Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Jahrgang 1856. Bd. VII. p. 274.

2) Ich werde hier Hertwig und Lesser's Bezeichnung, Cochliopodium pellucidum annehmen. Da dies aber erst bei der Correctur dieser Arbeit möglich ward, so kann sich auch der folgende Text noch nicht auf die Arbeit von Hertwig und Lesser beziehen.

Nichts als Theile der einen grossen Oeffnung waren, welche dadurch von einander scheinbar isolirt waren, dass sich zwischen ihnen die gegenüberstehenden Mantelrandtheile so dicht um die Basis der Pseudopodien und zwischen diesen letztern aneinandergelegt hatten, dass man die Spalte kaum bemerken konnte. Oft wird auch die ganze Mantelöffnung durch vollständiges Aneinanderlegen des Randsaumes scheinbar, niemals aber durch wahre Verschmelzung wirklich geschlossen. Wenn man in einem solchen Falle nicht bei langsamem Herumwälzen den Körper von allen Seiten betrachtet und so den meistens keilförmig vorstehenden, lippenartig zusammengelegten Mündungsrand ermittelt, sondern das etwas auf der Seite liegende Thier allein von oben betrachtet, so kann man leicht zu der falschen Annahme einer allseitig geschlossenen Kapsel verleitet werden. Damit will ich nun keineswegs behauptet haben, dass ein Durchbrechen der Hülle von den Pseudopodien nicht hin und wieder einmal vorkommen könne. Dieser Vorgang ist von Archer zu genau beschrieben, als dass ich ihn, auch ohne ihn selbst constatiren zu können, anzweifeln möchte. Ich will nur darauf hinweisen, dass die Schale keine allseitig geschlossene Kapsel formirt, sondern eine grosse beständige Oeffnung besitzt.

Am Besten kann man die Gestalt und die ganze Formation der Schale an den gar nicht selten zu findenden leeren Hülsen studiren, besonders wenn diese in faulenden, durch Bildung von Schwefelmetallen geschwärzten Bodensätzen blauschwarz tingirt sind. Stets sieht man kappenförmige, häufig etwas gefaltete Gebilde mit einer grossen Oeffnung und ziemlich glatten, nur durch die Faltelung gebuchtet erscheinenden Rande (Fig. 5). Ganz dieselbe Schalenform habe ich auch häufig an solchen lebenden Thieren gesehen, welche ich in der reinen Seitenansicht dann beobachten konnte, wenn sie sich nicht auf einer festen Unterlage angeheftet hatten, sondern etwa bei freiem Umhertreiben mit den Pseudopodien nach einem Halte ausgriffen (Fig. 2).

Eine ganz eigenthümliche und wie es scheint von Archer durchaus missverstandene Erscheinung bietet das auf einer platten festen Unterlage, etwa auf dem Objectträger angeheftete oder langsam hinkriechende Thier. Es legt sich bei diesem die weiche Randpartie der Hülse flach ausgebreitet an die Unterlage so dicht an, dass eben nur noch die Pseudopodien darunter vorgeschoben werden können, während sich der ganze mittlere Theil als eine convexe

Kuppe erhebt, das Ganze also etwa die Gestalt eines sogenannten »Südwesters«, eines Matrosenhutes aus geölter steifer Leinewand, erhält. Da man nun in solchen Fällen das Thier gewöhnlich grade von oben oder von unten sieht, so setzt sich der flach ausgebreitete Randtheil der Schale als ein hellerer Ringsaum ziemlich scharf von der verhältnissmässig dunkel erscheinenden Mittelparthie des Körpers ab (Fig. 3). Dabei kann dieser Randsaum bald ringsum ziemlich gleichweit aufliegen, bald an irgend einer Seite etwas weiter vorstehen. Archer sieht nun diesen flach aufliegenden Randtheil der Schale, wie besonders deutlich auch aus seiner Abbildung Fig. 3 und der dazu gehörigen Beschreibung hervorgeht, als einen »more or less deep halo of very pellucid sarcode matter« oder eine »changeable very subtile hyaline bluish sarcode envelope, showing faint vertical lines in its substance« an.

Schwierig ist die Beurtheilung der Schalenstructur. Zwar kann man sehr deutlich zwischen dem scharfen äusseren und dem ihm durchaus parallelen inneren Grenzcontur ein System feiner, in gleichen Abständen stehender und senkrecht zu beiden Flächen gerichteter Linien erkennen, ob aber diese Linien wirklich die Schale durchsetzenden Poren entsprechen oder nur der Ausdruck einer Zusammensetzung derselben aus kleinen dicht aneinanderliegenden Prismen sind, ist hier ebenso schwer zu entscheiden, wie etwa am Cuticularsaum der Dünndarmepithelien. Bei der Betrachlung von der Fläche erkennt man allerdings nur in gewöhnlich deutlich radiär gerichteten Reihen stehende dunkele Punkte, und eine Zerlegung der Schale in einzelne Prismen ist mir niemals gelungen; trotzdem halte ich es für nicht unmöglich, dass die ganze Hülle aus kleinen prismatischen Stückchen zusammengesetzt ist. Einen Besatz der äusseren Schalenfläche mit feinen radiär gerichteten Härchen, welchen Archer an einigen Exemplaren fand, an anderen vermisste, habe ich niemals wahrnehmen können.

Zur Characteristik des von der Schale eng umschlossenen Weichkörpers will ich nur bemerken, dass dessen Protoplasma mit verschieden grossen Körnchen durchsetzt erscheint und sich in der Mitte der hinteren Partie stets ein wohlausgebildeter heller kugeliger Kern mit einem centralen ziemlich grossen dunkelen kugeligen Kernkörperchen erkennen lässt. Ferner kommen zerstreut, gewöhnlich aber auf den hinteren und mittleren Körpertheil beschränkt eine Anzahl stark lichtbrechender Körperchen von eckiger, an Krystalle erinnern-

der Form vor, wie sie ähnlich Auerbach bei seiner Amoeba bilimbosa beschrieben hat und welche wohl identisch sind mit den von Archer erwähnten »elliptischen Körperchen«. Chlorophyllkörnchen, welche Archer sehr häufig im Innern des Thieres antraf, habe ich daselbst nur selten gesehen und für aufgenommene Nahrungskörper gehalten.

Endlich sind noch die in sehr verschiedener Zahl vorkommenden, bisweilen indessen auch ganz vermissten pulsirenden Vakuolen zu erwähnen. Die Form der gleichmässig hyalinen, im Ganzen nur kurzen Pseudopodien, welche, gewöhnlich dem Mantelrande eng anliegend und oft von ihm mehr oder minder vollständig umschlossen, aus der grossen Schalenöffnung hervortreten, ist nicht ganz leicht zu characterisiren. Im Allgemeinen könnte man sie wohl noch am Ehesten keilförmig nennen, indem sie mit verhältnissmässig breiter Basis aus dem Vordertheile des Körpers hervorgehen und gewöhnlich zugespitzt auslaufen; indessen bleibt dabei für viele specielle Gestaltungsdifferenzen Spielraum. Während man zum Beispiel in vielen Fällen eine völlig gleichmässige, ganz rein keilförmige Zuspitzung von der Basis bis zum Ende ausgeprägt findet, sieht man in anderen ein Pseudopodium bis zu einer bestimmten Stelle ziemlich gleichmässig dick bleiben und dann erst in eine oder mehrere dünne Spitzen auslaufen, welche nicht immer in der Verlängerung des dickeren Basaltheiles liegen, sondern häufig ziemlich schräge abstehn. Zwei oder mehrfache Theilungen der Pseudopodien werden nicht selten beobachtet, dagegen keine netzförmigen Verschmelzungen. Oft kommen auch knotige Verdickungen am Ende eines breiten mehr cylindrischen Basaltheiles vor, von welchen dann erst die schmale Endspitze abgeht.

Schliesslich will ich noch bemerken, dass mir ebenso wie Archer das Cochliopodium als ein träges Thier erschienen ist, dessen Bewegungen nur langsam erfolgen, und welches lange Zeit ruhig auf einem Flecke gleichsam angesaugt festsitzen kann, ohne überhaupt Pseudopodien auszustrecken.

Pelomyxa palustris, Greeff.

Taf. XIX. Fig. 6, 7 und 8.

Der wunderbare Riesenrhizopode des süssen Wassers, welchen Greeff im Jahre 1870[1]) entdeckt und jüngst in einer trefflichen Monographie[2]) unter dem Namen Pelomyxa palustris genau beschrieben hat, ist mir auch seit längerer Zeit bekannt und Gegenstand näheren Studiums gewesen. Ich habe das interessante Thier in dem schlammigen Bodensatze eines breiten mit fast stagnirendem Wasser halberfüllten vegetationsreichen Grabens, des sogenannten »Kummgrabens« bei Rostock in grosser Menge und von wechselnder Grösse bis zu 2 Mm. Durchmesser angetroffen, hier bei Graz aber bisher noch nicht aufgefunden. Bei einiger Aufmerksamkeit und Uebung erkennt man zwischen den auf einer Glasplatte flach ausgebreiteten schwarzen Modertheilen leicht die durch weissliche Färbung auffälligen kuglig zusammengezogenen Thiere. Unter den vielen, von mir untersuchten Pelomyxen fand ich keine schwärzlichen oder dunkelgraubraunen Exemplare, wie Greeff sie als besonders häufig schildert, sondern stets nur solche von weisslicher oder lichtgelber Farbe.

In Betreff der mannichfachen wechselvollen aber doch characteristischen Bewegungen sowie in Betreff des feineren anatomischen Baues der Pelomyxa will ich von vorne herein auf die ausgezeichnet naturgetreue Darstellung Greeffs hinweisen; ich kann dies um so eher, als meine eigenen Beobachtungsresultate fast genau mit den von Greeff publicirten übereinstimmen. Ich werde mich deshalb hier nur darauf beschränken, auf einige Punkte näher einzugehen, welche mir von speciellerem Interesse waren. Dies gilt zunächst von der eigenthümlichen Form der Pseudopodien. Die flachwellenförmigen Erhebungen oder stärker gerundeten bis halbkugeligen Wülste, in welchen die hyaline Rindenmasse sich verdickt und oft gleichsam vorquillt, stellen die hier gewöhnlichste Pseudopodienform dar, während die lang ausgezogenen, welche mehr an die Pseudopodien von Arcella, Quadrula etc. erinnern und von Greeff in Fig. 9 seiner Abhandlung dargestellt sind, zwar auch vorkommen können,

1) Verhandl. des naturh. Vereines der preuss. Rheinlande und Westfalens 1870, und Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- und Heilkunde in Bonn vom 7. Nov. 1870.

2) Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. X, 1. Heft.

aber nur, wie auch schon Greeff hervorhob, unter besonderen abnormen Bedingungen, wie z. B. lange andauerndem Drucke etc. Die ganz zarten, feinstrahligen kurzen und spitzen, zur Oberfläche stets senkrecht gerichteten und sehr dichtstehenden, nach Greeff »zottenförmigen« Fortsätze, welche hin und wieder an dem beim Kriechen hintersten Ende auftreten und den ganz ähnlichen Bildungen am Hinterende der bekannten Amoeba villosa (Wallich) = A. princeps verglichen werden können, scheinen sich ebenfalls nur unter gewissen nicht gewöhnlichen Bedingungen zu bilden.

Es bleibt demnach als eigentliche typische Pseudopodienform der Pelomyxa nur jene zuerst erwähnte von der Gestalt flacher oder bis zu halbkreisförmiger Grenzcontur sich vorbauchender Wellen übrig.

Greff's Ansichten über die Natur der die Vakuolen, Glanzkörper, Körnchen, Stäbchen und Kerne sowie endlich die Nahrungstheile enthaltenden flüssigen inneren Substanz und der zäheren, ganz hyalinen, allein zur Pseudopodienbildung verwandten und wahrscheinlich allein contractilen Rindenschicht halte ich im Allgemeinen für richtig. Wenn ich auch in der inneren Körpermasse eine der Molekularbewegung vollständig gleichende zitternde und schwingende Bewegung der kleinsten Körnchen und Stäbchen nicht wahrgenommen habe, so konnte ich doch aus der leichten Beweglichkeit, dem plötzlichen Hin- und Herstürzen dieser Partikelchen auf eine grössere Dünnflüssigkeit dieser inneren Masse im Gegensatz zur Rindenschicht schliessen. Dabei ist allerdings das oft plötzliche Eindringen von Vakuolen und Körnchen in eine eben vorgequollene Welle des Rindenplasmas sehr auffällig, und wohl nur aus einer schon von Greeff angenommenen zeitweiligen Mischung oder Durchdringung beider Substanzen der zähflüssigen, contractilen und der inneren dünnflüssigeren zu erklären.

Die sonderbaren kleinen Stäbchen, welche durch die ganze Binnenmasse zwischen den zahllosen Vakuolen zerstreut liegen, aber in besonders dichter Anhäufung stets an der Oberfläche der Glanzkörper vorkommen, war ich anfangs geneigt für aufgenommene Bacterien zu halten. In der That ist ihre Aehnlichkeit mit manchen dieser Wesen sehr gross, jedoch bin ich später wegen der ausserordentlich wechselnden Länge und der gänzlich fehlenden eigenen Bewegungfähigkeit von dieser Auffassung zurückgekommen und sehe sie jetzt mit Greeff für dem Pelomyxa-Körper eigenthümliche Bil-

dungen an, wie sie allerdings bei anderen Rhizopoden nicht bekannt sind. Einen Längskanal und Querstreifung, welche Greeff vermuthet, habe ich an den Stäbchen nicht wahrgenommen.

Von den sehr mannichfachen durch Greeff eingehend geschilderten Erscheinungsformen der stets in grosser Zahl vorhandenen Kerne habe ich in Fig. 6 einige abgebildet, welche den Kerncharacter recht bestimmt ausdrücken.

Ueber die Bedeutung und das Schicksal jener stark lichtbrechenden, homogenen, kugeligen Gebilde, welche ähnlich den Kernen im Innern des Körpers zwischen den Vakuolen unregelmässig zerstreut liegen und von Greeff zunächst unter dem indifferenten Namen »Glanzkörper« beschrieben, dann aber als Zoosporen gedeutet werden, habe ich keine für diese letztere Auffassung bestimmenden positiven Beobachtungsergebnisse mitzutheilen. Ebensowenig ist es mir trotz mancher Bemühungen gelungen, ausser einer gelegentlichen Constatirung von Selbsttheilung des ganzen Thieres irgend welche Wahrnehmungen zu machen, welche sich auf die Fortpflanzung bezögen.

Bei der absoluten Körpergrösse des Thieres und der eigenthümlichen Beschaffenheit des inneren Körperparenchymes schien mir grade hier eine Untersuchung über die Art der Bewegung der einzelnen Körpertheile und ihrer Lageveränderung zu einander während des Kriechens leichter ausführbar als bei den meisten anderen Rhizopoden. Ich hielt es für möglich, durch genaue Beachtung des Weges, welchen die einzelnen Theilchen während des Kriechens nehmen, wenigstens eine allgemeine Vorstellung über die Richtung und den Sitz der bewegenden Kräfte zu gewinnen.

Betrachtet man eine an aufgenommenen Nahrungs- oder sonstigen Fremdkörpern besonders arme und deshalb auch besonders helle und durchscheinende Pelomyxa, während sie ganz unbehindert in gleichmässiger bestimmt gerichteter Kriechbewegung begriffen ist, bei einer mässigen etwa 100fachen Vergrösserung, und richtet dabei seine Aufmerksamkeit ausschliesslich auf den Weg, welchen die einzelnen Formtheile der inneren alveolenreichen Masse zurücklegen, so überzeugt man sich alsbald, dass zwar im Grossen und Ganzen das Strömen der einzelnen Theilchen in der Richtung geschieht, in welcher das Thier kriecht, dass aber im Einzelnen sehr verschieden gerichtete, ja sogar an gewissen Stellen rückläufige Bewegungen vorkommen, an anderen Stillstand zu beobachten ist.

Um nun dieses verschiedenartige Verhalten der einzelnen Theile,

und das Gesetzmässige, welches ich in demselben erkannt zu haben glaube, an einem einfachen Beispiele leicht verständlich darlegen zu können, habe ich nach einem im Umriss einfach birnförmig gestalteten Thiere, welches ich während stetigen Vorwärtskriechens in der nämlichen graden Richtung längere Zeit hindurch beobachten konnte, die Bewegungen resp. Ruhezustände der geformten Theile für alle Regionen möglichst genau durch Pfeile und Kreuzchen in der Fig. 8 angegeben. Durch die Richtung der Pfeile wird die Richtung der Bewegung, durch ihre Länge die Schnelligkeit der Bewegung, durch die kleinen Kreuze Ruhezustand ausgedrückt. Es sind übrigens in der Zeichnung nur die in einer Horizontalebene, nicht aber zugleich die darunter und darüber befindlichen Partikel berücksichtigt. Auf diese Weise finden sich nun in der Zeichnung Fig. 8 auf Taf. XIX folgende Thatsachen graphisch ausgedrückt. In der gewählten (etwa der Mitte der Höhe des Thieres entsprechenden) Horizontalebene bemerkt man die gleich nach innen von der dünnen hyalinen Rindenschicht am hinteren schmaleren Ende a gelegenen geformten Theile sich anfangs langsam, allmählig etwas schneller in Bewegung setzen und zwar so, dass die median gelegenen Theile ziemlich grade nach vorne, die mehr seitwärts befindlichen auch nach vorne, aber dabei etwas schräge medianwärts ziehen. Durch die so erzeugte Verchmälerung des Stromgebietes scheint denn auch die besonders in der mittleren Region deutlich wahrzunehmende Beschleunigung der Stromgeschwindigkeit bedingt zu sein. Während in dem ganzen hinteren Theile keine ruhenden Partikelchen zu bemerken sind, sondern alle, auch die der hyalinen Rindenzone zunächst liegenden Theile in, wenn auch langsamem, so doch beständigem Vorrücken begriffen sind, so lassen sich von der mit e und f bezeichneten Gegend an bis etwa zu der mit g und h markirten Region nach einwärts vor der hyalinen Rinde ruhende Elemente in zunächst schmaler, allmählig an Breite zunehmender Lage wahrnehmen. Von der Innenseite des hinteren schmalen Theiles dieser ruhenden Massen lösen sich jedoch stets noch einige Theilchen ab, um in den hier grade sehr schnell fliessenden Strom der centralen Masse mit hineingezogen zu werden.

An dem mit c und d bezeichneten mittleren Theile der ruhenden Seitenmassen geht der Strom vorüber, ohne Theilchen mitzunehmen, während dagegen an die Medianseite der davor gelegenen vorderen Partie der ruhenden Masse einzelne Theilchen von dem

mittleren Strome abgelagert werden. Das Letztere findet in ausgedehntem Maasse an dem breiten, nach aussen zu etwas abgeschrägten Vorderrande der ruhenden Masse statt, indem hier durch einen jederseits rückläufigen Strom von vorne her Material zugeführt wird. Diese an den Seiten der vorderen Körperpartie des kriechenden Thieres rücklaufende Strömung muss zunächst sehr auffällig erscheinen. Sie lässt sich aber verstehen, wenn man berücksichtigt, dass der zwischen den ruhenden Seitenmassen hervorquellende Strom in der hyalinen Rindenschicht des ganzen vorderen Körpertheiles ein wenn auch nachgiebiges, so doch nicht unwirksames Hinderniss für das Gradeausfliessen findet und so jederseits zu einer Wirbelbewegung genöthigt wird, welche nur deshalb keine vollständige ist, weil die im Bogen zurückgeführten Theile der ausströmenden Masse sich an die ruhende Masse, welche die vordere Canalöffnung umgiebt, einfach anlegen und so das Wachsen dieser ruhenden Zone am Vorderende bewirken, aber nicht wieder in den ausfliessenden Strom hineingezogen werden. Verfolgt man die zwischen den ruhenden Massen c und d hervordringenden Theilchen, so sieht man, dass die grade in der Mitte befindlichen ziemlich genau gradeaus geführt werden, bis an das vorderste Ende des ganzen Thieres. Je weiter seitlich die Theilchen des Stromes sich befinden, um so weniger weit werden sie vorgeschoben — um so kürzer ist auch im Allgemeinen ihr bogenförmiger Lauf, so dass die am Meisten seitwärts gelegenen sich sogar schon an die Innenseite des vorderen Theiles der ruhenden Seitenmasse, von deren hinterem Theile sie sich eben erst abgelöst hatten, wieder anlegen, und diese einfach von innenher verdicken.

Wenn sich die hier gegebene Darstellung der im Pelomyxa-Körper beim Kriechen des Thieres beobachteten Bewegungserscheinungen zunächst nur auf eine etwa in der Mitte der Höhe des Thieres gelegene Horizontalebene beziehen, so lassen sich durch aufmerksames Studium die nämlichen — nur hinsichtlich der Lage der Strömungsebene abweichenden — Erscheinungen auch für die ganze darüber gelegene obere Hälfte des Thierkörpers feststellen, indem man direct wahrnehmen kann, dass von dem hinteren Ende des Thieres die geformten Theile zunächst nach vorne, dabei etwas nach innen und unten convergirend, ziehen, dann unter die als eine gewölbte Gürtelzone aufzufassende ruhende Masse gelangen, unter deren vorderem Rande zunächst nach vorne zu hervordringen, dann nach oben umbiegen und zum grossen Theile wieder

etwas zurücklaufend sich an den Vorderrand der ruhenden Gürtelzone anlegen.

Ob das Nämliche auch an der unteren dem Objectträger aufliegenden abgeplatteten Seite stattfindet, konnte ich durch die directe Beobachtung nicht entscheiden, halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, und stelle mir demnach vor, dass die ruhende Masse, wenn sie auch wahrscheinlich unten dünner ist als oben und an den Seiten, doch wirklich gürtelförmig den Mitteltheil des Körpers umgiebt, und dass der aus der Vorderöffnung des so gebildeten Rohres hervorquellende Strom sich nicht blos nach den Seiten und nach oben, sondern auch nach unten bogenförmig umbiegt. Sollte sich übrigens die untere, der Unterlage direct aufliegende Masse in ihrer Bewegung nicht ebenso verhalten wie die seitlichen und oberen Partien, so müsste man wohl annehmen, dass die ruhende Zone unten unterbrochen wäre, und demnach keinen geschlossenen Gürtel, sondern einen der Unterlage mit den beiden Seitenschenkeln breit aufliegenden Bogen darstelle.

Sucht man sich nun auf Grundlage der mitgetheilten Beobachtungen eine Vorstellung von der Triebkraft und dem Modus der Fortbewegung des ganzen Thieres zu machen, so scheint mir folgende Vorstellung den Thatsachen am Besten zu entsprechen.

Nimmt man zunächst mit Greeff an, dass die Fähigkeit der Contraction, d. h. also der activen Verkürzung in einer Richtung mit gleichzeitiger Verbreiterung in den darauf senkrechten, auch hier besonders, vielleicht sogar ausschliesslich der von den Vakuolen, Stäbchen, Kernen etc. freien hyalinen Rindenschicht eigen sei, während die innere dünnflüssigere Masse eine mehr (oder völlig) passive Rolle spiele, so wird man zunächst in der verhältnissmässig breiten hyalinen Kappe, welche den hinteren Körpertheil, e a f der Fig. 8, umfasst, eine energische Zusammenziehung in centripetaler Richtung voraussetzen dürfen, durch welche die in ihr enthaltene Binnenmasse direckt in der Richtung der Pfeile nach vorne und etwas nach innen geschoben wird. Indem nun die bei e und f und die dicht davor gelegenen hinteren Theile der ruhenden Zone durch Contraction der daselbst befindlichen äusseren hyalinen Rindenlage am Ausweichen gehindert, vielleicht hinten sogar langsam etwas nach innen gedrückt werden, entsteht die oben beschriebene enge Stromgasse mit ruhender Wandung, während die dünne contractile Rinde des ganzen Vordertheiles des Thieres dem vorquellenden Strome nur jenen geringen

Widerstand entgegensetzt, welcher zu der rückläufigen Wirbelbewegung Anlass giebt.

Um nun zu verstehen, wie es kommt, dass, wenn einmal die am hinteren Ende a befindliche contractile Kappe sich vollständig contrahirt hat, dennoch ein stetes Nachdrücken von hinten her stattfinden kann, wird man wohl an ein Fortführen der erschöpfend contrahirten hintersten Rindentheile mit dem Strome der inneren weicheren Masse und einen gleichzeitigen Ersatz derselben durch die sofort an ihre Stelle von der Seite her nachrückende contractile Rindenmasse der mehr nach vorne zu gelegenen bisher ruhenden Partie denken müssen. Zu der Annahme einer derartigen Aufnahme der einen Substanz von der anderen mit gelegentlichem Wiederausscheiden derselben scheinen auch noch einige andere Thatsachen zu drängen, so z. B. das oft zu beobachtende fast plötzliche Hervorbrechen einer verhältnissmässig grossen Menge hyaliner contractiler Substanz aus dem Innern an einer Stelle, wo eben vorher kaum ein schmaler Randsaum derselben zu entdecken war.

Wenn nun ein Thier in der oben geschilderten Weise unter meinen Augen während mehrerer Minuten mit ziemlich gleich bleibender länglich ovaler Gestalt sich in derselben Richtung fortbewegte, so gehört doch ein so einfacher Fall zu den Seltenheiten. Gewöhnlich wechselt die Gestalt und die Bewegungsrichtung so mannigfach und unregelmässig, dass an ein genaues Bestimmen des Weges der einzelnen Theilchen, wie es in diesen und ähnlichen Fällen möglich war, kaum zu denken ist. Dennoch möchte ich annehmen, dass auch dann das Kriechen in der nämlichen Weise bewerkstelligt wird, dass es sich also um ein Vorschieben der mehr passiv sich verhaltenden Binnenmasse durch Contraction einzelner Rindenpartien handelt.

Plakopus ruber, nov. gen. nov. spec.[1]).

Taf. XIX, Fig. 9—16.

Unter den mir bekannten kernhaltigen nackten acyttaren Rhizopoden, welche in die weite Gruppe der Amoeben gestellt werden können, zeichnet sich durch besonders eigenthümliche Pseudopodien vor Allen eine, wie ich glaube, bisher noch nicht beschriebene Form aus.

1) Wahrscheinlich identisch mit Hyalodiscus rubicundus, von Hertwig und Lesser; siehe Supplem. zu diesem Archiv 1874, p. 49 und Taf. II. Fig. 5.

Das wunderbare Wesen, welches ich in den sogenannten Leonhardsteichen bei Graz auffand und längere Zeit in Zimmeraquarien lebend erhalten habe, sendet nämlich Pseudopodien von der Form ganz dünner Membranen aus, welche nicht nur an der Oberfläche anderer Körper, etwa des Objectträgers, sich flach ausbreiten, sondern auch frei durch das Wasser vorgeschoben werden. Ich werde es deshalb Plakopus (πλαξ = Platte und πούς ≐ Fuss) nennen und nach der intensiv rothen Färbung den Speciesnamen ruber hinzufügen.

Von dem in seiner Gestalt ausserordentlich veränderlichen, gewöhnlich auf der Unterlage sich mehr oder minder flach ausbreitenden Körper, dessen Durchmesser meistens 0,2—0,3 bisweilen sogar 0,6 Mm. und darüber beträgt, wird entweder eine grosse sehr dünne saumartige Platte nach einer Seite hin der Unterlage anliegend vorgeschoben (Fig. 10.), oder es treten mehrere unter verschiedenen Winkeln zu einander gestellte und in mannigfacher Weise mit einander verschmelzende Lamellen hervor, welche meistens trichter- oder kappenförmige Hohlräume mit weiter, nach aussen gerichteter Mündung umschliessen.

Es ist nicht ganz leicht, die höchst mannigfachen und complicirten Reliefbildungen zu beschreiben oder in Abbildungen darzustellen, welche durch diese sich erhebenden und mit einander sich verbindenden dünnen lamellösen Pseudopodien formirt werden. Vielleicht vermögen die in Fig. 9—10 gegebenen Darstellungen eine annähernd richtige Vorstellung zu erwecken.

Eine Scheidung in eine hyaline gleichmässig lichtbrechende Rindenschicht, aus welcher die Pseudopodien sich formiren und eine von jener umschlossene, mit geformten Theilen verschiedener Art durchsetzte innere Leibesmasse lässt sich hier zwar im Allgemeinen auch constatiren, ist jedoch nicht immer durch eine scharfe Grenzlinie markirt.

In der, wie es scheint, ziemlich dünnflüssigen hyalinen Grundlage der innnern Hauptmasse des Thieres lassen sich folgende Formelemente unterscheiden. Zunächst fallen zahlreiche gefärbte Körnchen in die Augen. Es sind unregelmässig rundliche Stückchen von sehr verschiedener Grösse, deren kleinste wie ein feiner Staubnebel zwischen den grösseren vertheilt liegen.

Die Farbe ist gewöhnlich ein lebhaftes Zinnober- oder Ziegelroth, welches bisweilen ins Braunrothe, nicht selten auch ins Grün-

liche, ja selbst in reines Grün übergeht. Grade der letztere Umstand scheint mir besonders interessant, weil daraus vielleicht ein Schluss auf die Herkunft und Bedeutung dieser Gebilde zu ziehen ist. In Fig. 11 und 12 der Taf. XIX habe ich diesen Uebergang von Roth in Grün oder wie man wahrscheinlich richtiger sagen müsste, von Grün in Roth wiederzugeben versucht. Man sieht einige intensiv grüne Körnchen, daneben matt braungrüne, dann rothbraune und endlich auch ganz hellrothe. Es scheint nicht unwahrscheinlich, dass ursprünglich Chlorophyllkörner ähnliche Gebilde da waren, deren Farbstoff auch hier die bei den Pflanzen ja so häufige Metamorphose in Roth durchmacht. — Neben diesen farbigen Partikelchen kommen viele ungefärbte ähnlicher Form zwischen den ersteren diffus zerstreut vor.

Als besonders wichtig ist das Vorhandensein von einem oder einigen Kernen hervorzuheben, welche gewöhnlich im lebenden Thiere nur schwer erkennbar sind, dagegen nach Einwirkung von Kali bichromicum-Lösung oder von Essigsäure deutlich hervortreten. Ein verhältnissmässig grosses kugeliges Kernkörperchen wird von einem nicht sehr breiten hellen rundlichen Hofe umgeben, dessen äussere Grenze nur selten scharf markirt ist. Die Lage des Kernes wechselt bei den Bewegungen des Thieres ähnlich wie bei den bekannten Amöben.

In wechselnder Zahl und sehr verschiedener Grösse treten endlich die mit heller Flüssigkeit erfüllten rundlichen Vakuolen auf, deren Pulsiren nicht immer deutlich zu beobachten war. Selten nur erschienen sie einzeln und isolirt, gewöhnlich in solcher Menge und so dichtgedrängt, dass manche Körpertheile ein schaumiges Aussehen gewannen.

Kriecht das Thier einfach platt ausgebreitet auf der Unterlage hin, so setzt sich die mit den oben erwähnten Elementen durchsetzte Binnenmasse gewöhnlich in einfacher und deutlicher Weise gegen die an einer Seite meistens verschwindend geringe, an der andern in Form einer grossen dünnen Pseudopodienlamelle vorgeschobene hyaline oder vielleicht ganz ausserordentlich feinkörnig getrübte Rindensarkode ab (Fig. 10). Wenn dagegen, wie das meistens der Fall ist, durch in anderer Richtung sich erhebende membranöse Pseudopodien die Oberfläche des ganzen Thieres ein complicirtes Fachwerk darstellt, so wird auch jene Grenze complicirter und ist bisweilen nur schwierig erkennbar.

Gewöhnlich erstreckt sich die innere Masse sammt ihren

Farbstoffkörnchen mehr oder minder weit hinein in die auf dem optischen Durchschnitte zackenförmigen Septa der trichter- oder grubenförmigen Vertiefungen, welche zwischen den sich verbindenden membranösen Pseudopodien übrig bleiben, und gewinnt dadurch bei der Betrachtung von oben im durchfallenden Lichte eigenthümlich zackige Conturen (Fig. 9 und 11—14). Bisweilen kann übrigens auch eine von gefärbten Körnchen freie, aber Vakuolen haltende Masse in die vorgeschobenen Pseudopodienplatten eintreten, wie dies in Fig. 9 dargestellt ist.

Zwar habe ich schon die wesentlichsten Charactere der eigenthümlichen membranösen Pseudopodien angedeutet, will jedoch hier noch einmal besonders hervorheben, dass sie nach allen Richtungen, auch grade senkrecht nach oben als ganz dünne, meistens glattwandige Platten vorgestreckt werden, und, indem sie an den Seitenrändern mit anderen benachbarten zusammenfliessen, an der Oberfläche des Thieres ein System von oft ziemlich tiefen Nischen bilden. Während nun, wie erwähnt, die freien Ränder dieser zarten Membranen in den meisten Fällen ganz glatt erscheinen, sah ich sie zuweilen etwas gezackt, wie zerfressen, und einmal konnte ich mit Hülfe meines stärksten Systemes bei gutem Lichte an einer Stelle einzelne ganz ausserordentlich feine spitze fadenförmige Fortsätze über den Rand einer der Unterlage aufliegenden Pseudopodienlamelle hinausragen sehen (Fig. 9); da ich aber später mehrmals vergeblich nach dieser Erscheinung gesucht habe, so kann ich sie auch nicht für etwas Gewöhnliches halten und glaube sie jenen kurzen feinen spitzen Härchen vergleichen zu müssen, welche als sogenannter zottiger Besatz zuweilen bei Amoeba princeps und anderen zu beobachten sind.

Züchtungsversuche mit Plakopus ruber, welche einerseits in grösseren Glasgefässen, andererseits auf dem Objectträger in der feuchten Kammer gemacht wurden, schlugen fehl, so dass ich über die Vermehrung des Thieres Nichts Bestimmtes ermitteln konnte. Indessen will ich doch nicht unterlassen, hier auf eine Bildung aufmerksam zu machen, welche ich häufig mit vielen lebhaft sich bewegenden Plakopus zugleich antraf, nämlich scharf begrenzte kuglige Körper, etwa vom Durchmesser der kleineren Thiere, welche von einer dünnen hellen Membran umschlossen waren und im Innern eine grosse Menge ähnlicher rothbraun gefärbter Körnchen, wie sie bei Plakopus vorkommen, ausserdem aber eine Anzahl dunkelbrauner

kugeliger Körper enthielten, welche an Grösse etwa dem Kernkörperchen unseres Thieres entsprachen und zuweilen in einer äquatorialen Gürtelzone gelagert waren (Fig. 15).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII und XIX.

Taf. XVIII.

Fig. 1. Quadrula symmetrica aus Rabenau bei Dresden, von der breiten Seite gesehen. Vergr. 400:1.

Fig. 2. Leere normal gebaute Schale einer Quadrula symmetrica, schräge von der Seite gesehen. Vergr. 400:1.

Fig. 3. Leere, normal gebaute Schale einer Quadrula symmetrica von oben gesehen. Vergr. 400:1.

Fig. 4. Umriss der unteren Oeffnung einer Schale von Quadrula symmetrica. Vergr. 400:1.

Fig. 5. Leere normal gebaute Schale einer Quadrula symmetrica von der flachen Seite gesehen, mit einigen abgelösten isolirten Platten im Innern. Vergr. 400:1.

Fig. 6. Unregelmässig gebaute Schale einer Quadrula symmetrica, von der flachen Seite gesehen. Vergr. 400:1.

Fig. 7. Pseudochlamys patella, Clap. et Lachm. ohne Haftfäden und Pseudopodien, vollständig ruhend, flach ausgebreitet. Vergr. 400:1.

Fig. 8. Pseudochlamys patella mit Haftfäden und etwas gefaltetem Randsaume der Schale. Im Innern ein Kern und zwei pulsirende Vakuolen. Vergr. 400:1.

Fig. 9. Pseudochlamys patella in der Ansicht von unten mit gefalteter Schale und ausgestreckten fingerförmigen Pseudopodien. Vergr. 400:1.

Fig. 10. Pseudochlamys patella in der Seitenansicht mit gefalteter Schale. Die Haftfäden und die knolligen Pseudopodien treten deutlich hervor. Vergr. 400:1.

Fig. 11. Pseudochlamys patella flach ausgebreitet in der Ansicht von oben mit deutlichem Kern und 4 pulsirenden Vakuolen. Vergr. 500:1.

Fig. 12. Leere Schale einer Pseudochlamys patella mit umgeklapptem Rande, in der Seitenansicht. Vergr. 500:1.

Fig. 13. Leere Schale einer Pseudochlamys patella in der Seitenansicht. Der mittlere Theil zeigt eine feine Gitterzeichnung. Vergr. 500:1.

Fig. 14. Pseudochlamys patella mit zusammengefalteter Schale, deutlichen Haftfäden, vielen knolligen und einem langen fingerförmigen Pseudopodium. Vergr. 500:1.

Fig. 15. Hyalosphenia lata aus einem Bassin des botanischen Gartens in Graz, in der Ansicht von der flachen Seite mit ausgestrecktem fingerförmigem Pseudopodium. Vergr. 500:1.

Fig. 16. Umriss der unteren Schalenöffnung einer Hyalosphenia lata. Vergr. 500:1.

Fig. 17. Hyalosphenia lata in der Ansicht von oben; Einstellung auf die Gegend des Kernes. Vergr. 500:1.

Fig. 18. Hyalosphenia lata in der Ansicht von der flachen Seite mit einem etwas getheilten fingerförmigen Pseudopodium. Vergr. 500:1.

Taf. XIX.

Fig. 1. Cochliopodium pellucidum in der Ansicht von der Seite, mit fast völlig zusammengelegtem Schalenrande und zwei ausgestreckten Pseudopodien Vergr. 600:1.

Fig. 2. Cochliopodium pellucidum in der Ansicht von der Seite, mit weit geöffneter Schalenmündung und vielen ausgestreckten Pseudopodien. Vergr. 600:1.

Fig. 3. Cochliopodium pellucidum, flach auf dem Objectträger ausgebreitet, kriechend in der Ansicht von oben. Vergr. 600:1.

Fig. 4. Cochliopodium pellucidum mit durch Zusammenlegen des Schalenrandes geschlossener Oeffnung. Ansicht von der Seitenkante. Vergr. 600:1.

Fig. 5. Leere Schale eines Cochliopodium pellucidum. Vergr. 600:1.

Fig. 6. Kleiner Randtheil einer Pelomyxa palustris, Greeff, mit dünner Rindenschichte, ohne Pseudopodien, mit vielen Vakuolen von verschiedener Grösse, einigen Kernkörperchen haltigen Kernen und drei mit Stäbchen umlagerten Glanzkörpern. Vergr. 600:1.

Fig. 7. Kleiner Randtheil einer Pelomyxa palustris ohne deutlich erkennbare Kerne mit flach wellenförmigen Pseudopodien. Vergr. 800:1.

Fig. 8—14. Plakopus ruber in verschiedenen Zuständen und von verschiedener Grösse. Vergr. 500:1.

Fig. 9. Ein sehr grosses Exemplar mit deutlichem Kern, vielen Vakuolen und membranösen Pseudopodien sowie einigen spitzen Haftfäden.

Fig. 10. Eine sehr einfache Form mit einer grossen membranösen, beim Kriechen auf der Unterlage sich vorschiebenden Pseudopodienplatte.

Fig. 11 und 12. Thiere mit mehreren verschieden gerichteten membranösen Pseudopodien und verschieden (grün bis ziegelroth) gefärbten Körnchen.

Fig. 13 und 14. Thiere mit vielen, deutliche Nischen umrahmenden Pseudopodien und zinnoberrothen Körnchen.

Fig. 15. Ein kugelförmiger Körper mit braunrothen Körnchen und einer Anzahl rundlicher, in einer Gürtelzone angeordneter kernähnlicher Körperchen. Vielleicht ein Ruhezustand von Plakopus. Vergr. 500:1.

Fig. 16. Plakopus ruber nach längerer Einwirkung einer Lösung von Kali bichromicum. Der Kern ist deutlich hervorgetreten. Vergr. 500:1.

Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosche.

Von

Prof. **E. Neumann** in Königsberg i. Pr.

Anhang: Die Drüsen der Froscheileiter.

Von Demselben

(nach in Gemeinschaft mit Herrn H. Grunau angestellten Untersuchungen).

Hierzu Taf. XX.

Das zuerst von Mayer (Froriep's Notizen 1832 und 1836) beobachtete, später insbesondere durch die Arbeiten von L. Thiry[1]) und Schweigger-Seidel und Dogiel[2]) bekannt gewordene Vorkommen von Flimmerzellen auf dem Peritoneum der Frösche hat in neuerer Zeit ein erhöhtes Interesse gewonnen durch die Beziehung, in welche dasselbe von Waldeyer[3]) zu seiner Lehre vom Keimepithel gebracht worden. Während die früheren Beobachter keinen Zweifel daran gehabt zu haben scheinen, dass diese Flimmerzellen der übrigen nicht flimmernden Epithelbekleidung des Peritoneum in genetischer Beziehung völlig gleichwerthig seien und dass dieselben demnach nur eigenthümlich modificirte Endothelien im His'schen Sinne seien, lehrt Waldeyer, dass dieselben vielmehr mit dem ächten Epithel des Genitalapparats gemeinsamen Ursprungs

---

1) Thiry über das Vorkommen eines Flimmerepithelium's auf dem Bauchfell des weiblichen Frosches. Goettinger Nachrichten 1862. p. 171.

2) Schweigger-Seidel und Dogiel über die Peritonealhöhle der Frösche. etc. Arbeiten aus d. physiologischen Anstalt zu Leipzig vom J. 1866. p. 68.

3) Waldeyer, Eierstock und Ei. p. 72 u. p. 122.

seien, indem es sich um eine »flächenhafte Fortsetzung der Genitalschleimhaut« in die Bauchhöhle hinein handele. Obwohl diese Behauptung sich auf keine, an Batrachiern angestellten embryologischen Untersuchungen stützt, hat sich ihr doch Rollett[1]) ohne Weiteres angeschlossen und Waldeyer selbst hat kürzlich gelegentlich eines Referates[2]) seine Auffassung von Neuem geltend gemacht gegenüber E. Klein[3]), welcher die Bildung »flimmernder Endothelzellen« beschreibt.

Als meine ursprünglich in anderer Absicht vorgenommenen Untersuchungen des Froschperitoneums mich dahin führten, dem bedeckenden Zellstratum meine Aufmerksamkeit zuzuwenden, schien es mir hienach besonders geboten, der erwähnten Frage näher zu treten.

Es sei zunächst daran erinnert, dass wir den angeführten Arbeiten von Thiry und von Schweigger-Seidel und Dogiel den Nachweis verdanken, dass das Vorkommen des peritonealen Flimmerepithels auf weibliche Frösche beschränkt ist. Ueber seine topographische Verbreitung sind hauptsächlich nur mit Rücksicht auf die ihm zugeschriebene Funktion, die Eier in die Tuben zu befördern, genauere Untersuchungen angestellt, im Uebrigen sind die Angaben in dieser Richtung unvollständig. Leydig[4]) fand Flimmerung am Ueberzug der Bauchmuskeln und an Mesovarium. Thiry (l. c.) constatirte, dass die untere Bauchwand vom Becken bis zur Herzspitze, sowie der vorderste, aus zwei trichterförmigen Räumen, in deren Grunde die Tubenostien liegen, bestehende Abschnitt der Bauchhöhle mit Flimmerstreifen bedeckt ist, welche in der Mittellinie der Bauchdecken und im Umfange der Tubenostien am dichtesten zusammentreten. Schweigger-Seidel und Dogiel, mit Thiry's Arbeit unbekannt, beschränkten ihre Beobachtungen auf die Scheidewand zwischen Bauchhöhle und Cysterna lym-

---

1) Rollet, Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie u. Histologie in Graz. Heft 2. p. 135.

2) Jahrbücher f. d. gesammte Medicin von Virchow und Hirsch. 1872. I. p. 42.

3) E. Klein on Remack's ciliated vesicles and corneous filaments of the frog Quarterly Journal of microscopical sciences XII. p. 43.

4) Leydig, Lehrbuch d. Histologie d. Menschen u. d. Thiere 1857 p. 325.

phatica magna und fanden die Bauchhöhlenseite derselben mit Gruppen von Flimmerzellen bedeckt, welche zum Theil eine Beziehung zu den von ihnen daselbst aufgefundenen Stomata zu haben schienen. Nach Waldeyer endlich ist die vordere und seitliche Bauchwand, ein Theil der Mesenterien und das Mesovarium mit Flimmerzelleninseln, die meist durch schmale Brücken zusammenhängen, versehen.

Ich kann diese Angaben dahin ergänzen, dass auch die Leber bei erwachsenen weiblichen Fröschen eine Flimmerdecke trägt, und ich befinde mich hierin im Widerspruche zu Thiry, welcher, während die übrigen Untersucher dieses Organ gar nicht berücksichtigt haben, ausdrücklich die Anwesenheit von Flimmerzellen auf der Leber in Abrede stellt. Die einfachste Methode, sich von ihrer Existenz zu überzeugen, besteht in der Abtragung der an den meisten Lappen spitz zugeschärften Leberränder in Form schmaler Streifen, die man in eine passende Zusatzflüssigkeit überträgt. Dem Rande entlang zeigt sich sofort das schönste Wimperspiel. Zugleich sind diese eine Profilansicht der Zellen gewährenden Präparate sehr geeignet, die gewöhnlichen Flächenansichten zu ergänzen. Zur Darstellung der letzteren macerirte ich die ausgeschnittene Leber entweder in Müller'scher Flüssigkeit oder Chromsäurelösungen oder ich behandelte sie mit Argentum nitricum; hienach liess sich die Zellendecke leicht in zusammenhängenden Fetzen gewinnen, in letzterem Falle mit scharfer Abgrenzung der einzelnen Zellen durch die bekannten schwarzen Silberlinien und mit deutlicher Erhaltung der Flimmerhärchen, welche als zarte Strichelchen erschienen.

Fig. 1 stellt das gewöhnlich zur Anschauung kommende Bild des Leberrandes, frisch in Humor aqueus untersucht, dar. Von dem dunkelkörnigen Leberparenchym hebt sich ein durchsichtiger blasser zelliger Grenzsaum deutlich ab, welcher grossentheils mit einer fortlaufenden Reihe von Flimmerhärchen besetzt ist; nur hie und da fehlen letztere auf kürzeren Strecken. Der äussere Contour dieses Grenzsaumes stellt sich als eine flache Wellenlinie dar, die langgestreckten plateauartigen Wellenberge werden durch die flimmernden Theile des Zellstratum, die kürzeren Wellenthäler durch die flimmerlosen Theile repräsentirt, nirgends findet sich ein schroffer Abfall von Berg zu Thal, sondern überall erscheinen die Uebergangsstellen sanft abgeflacht und meist mit gegen die Vertiefungen hin kürzrer werdenden Flimmerhärchen besetzt. Eine deutliche Abgrenzung der einzelnen Zellen ist bei dieser Untersuchungsweise

natürlich nicht wahrnehmbar, nur die Entfernung der alsbald hervortretenden Zellenkerne von einander lässt über die Grössenverhältnisse der Zellen urtheilen. In den flimmerlosen Theilen der Zelldecke liegen sie weiter auseinander als in den flimmernden; dort bilden sie flache uhrglasförmige Erhebungen des äusseren Contours, hier treten sie nicht an der Oberfläche hervor, sondern erscheinen in die feinkörnige, protoplasmatische Substanz der Zellen völlig eingebettet, sind auch weniger lang und schmal als dort. — Von Maassen sei angeführt, dass ich bei einer grossen weiblichen Rana esculenta, welche ich im Januar untersuchte, die Höhe der Flimmerzellen im Profil des Leberrandes (abgesehen von den Cilien selbst) auf 0,006 Mm. bestimmte, die 0,012 langen und 0,003 hohen Kerne nahmen die tieferen Theile der Zellen ein und lagen mit ihren durch Nucleoli markirten Mittelpunkten, 0,015 Mm. auseinander. In anderen Fällen habe ich immer annähernd übereinstimmende Resultate durch die Messung erhalten.

Gehen wir von dem Bilde des Leberrandes zur Betrachtung beliebiger, von der Oberfläche der Leber entnommenen Flachschnitte über, so wiederholen sich an den Rändern derselben, falls sie in Humor aqueus flach ausgebreitet worden, dieselben Ansichten und man gewinnt die Ueberzeugung, dass sich das Flimmerepithel über die ganze Oberfläche der Leber mit den erwähnten Unterbrechungen ausbreitet, ein Faktum, welches in Anbetracht der nach Thiry's Beobachtungen kaum zweifelhaften physiologischen Funktion der peritonealen Flimmerströmung nichts auffälliges haben kann; da nämlich die Tubenostien sich im vordersten Theile der Bauchhöhle befinden, so müssen die Eier, um zu ihnen zu gelangen, nothwendig bei der Leber, sei es an ihrer vorderen oder hinteren Fläche vorbeipassiren und es wird somit die Wirkung der von Thiry an dem parietalen Peritoneum des vorderen Abschnittes der Bauchhöhle nachgewiesenen Flimmerung wesentlich unterstützt werden müssen durch die Flimmerung des correspondirenden visceralen Theiles der Leberserosa. Eine genauere Betrachtung der anatomischen Verhältnisse lehrt uns sogar eine sehr direkte Beziehung der Leber zu den Tubenostien kennen. Der obere (vordere) Leberrand hat bekanntlich in der Mittellinie einen tiefen Einschnitt, in welchen das Herz eingeschoben ist, und ist in der ganzen Ausdehnung dieses Einschnittes mit dem Pericardium durch eine kurze Peritonealduplicatur verbunden. An den beiden Endpunkten dieser

Insertionslienie auf der Aussenfläche des Herzbeutels befinden sich die Tubenostien, deren vordere, mit sichelförmig ausgeschnittenem Rande endigende Wand als unmittelbare Fortsetzung jener Bauchfellfalte erscheint, während die hintere Wand ohne sichtbare Abgrenzung in den peritonealen Ueberzug des Herzbeutels übergeht. Hienach werden also die Eier von der Leberoberfläche direkt in die Ostien hineingleiten müssen, vorausgesetzt, dass, wie es in der That Versuche, die wir nach dem Vorgange Thiry's mit auf die Leber aufgetragenen Farbstoffkörnchen anstellten, ergeben haben, die Richtung der Flimmerströmung nach oben (vorne) gewandt ist.

Zur Beschreibung des Zellstratums auf der Leberoberfläche zurückkehrend, bemerke ich, dass die flimmernden Zellen an Silberpräparaten bei der Flächenansicht sich in der Regel als fünf- oder sechseckige, von geraden Linien begrenzte Polygone (Fig. 3) darstellen, deren in verschiedenen Richtungen gezogene Durchmesser meistens nicht erheblich differiren und durchschnittlich 0,015 bis 0,02 Mm. lang sind[1]). Im Vergleich mit der oben angegebenen Höhe der Zellen von 0,006 Mm., welche bisweilen noch mehr herabsinkt, müssen wir die Zellen demnach als stark abgeplattet bezeichnen[2]). Dasselbe gilt von den Zellkernen; sie erscheinen auf Flächenansichten eiförmig oval mit etwa 0,012 Längen- und 0,008 Breitendurchmesser, während auf dem Profilbilde, wie erwähnt, die Höhe (Dicke) derselben nur = 0,003 Mm. sich ergiebt. Der Gegensatz dieser Flimmerzellen zu den dazwischen gelegenen flimmerlosen Zellen markirt sich an gelungenen Silberpräparaten sehr scharf; abgesehen von der durch die Flimmerhärchen bedingten feinen Strichelung ist insbesondere die sehr viel bedeutendere Grösse der flimmerlosen Zellplatten unterscheidend; nicht selten erreichen letztere mit ihrem längsten Durchmesser das 6—8 fache der Flimmerzellen; oft ist ihre Form ausserdem sehr unregelmässig in die Länge gestreckt,

1) Dass die Grösse der einzelnen Zellen innerhalb der von ihnen gebildeten Gruppen von der Mitte gegen die Peripherie abnimmt, wie Thiry angiebt, kann ich weder für die Leber noch für andere flimmernde Theile des Peritoneum bestätigen.

2) Es beruht auf einem Irrthume, wenn F. Boll ein Referat im Centralbl. f. d. medicin. W. (1871 p, 597) mit der Bemerkung schmückt, Schweigger-Seidel und Dogiel hätten die Flimmerzellen auf dem Froschperitoneum als »echte Cylinderepithelien« beschrieben.

und ihre in der Regel von fein geschlängelten, schwarzen Linien umsäumten Ränder bogenförmig ausgeschnitten oder convex gewölbt. Auch über die Verbreitung der beiden Zellarten geben die Silberbilder eine sehr deutliche Anschauung; an verschiedenen Stellen findet man in dieser Beziehung ein wechselndes Verhalten. Bald erscheint die feinere Mosaik der Flimmerzellen nur hie und da durch eine einzelne grosse flimmerlose Zelle oder durch kleine Gruppen solcher unterbrochen (Fig. 4), bald bilden die Flimmerzellen nur grössere, untereinander nicht zusammenhängende, sehr unregelmässig geformte Inseln oder langgestreckte Züge, bald endlich erscheinen sie nur einzeln zerstreut inmitten der ein continuirliches Stratum bildenden flimmerlosen Zellen (Fig. 5). Während der letztere Fall, wie sich schon aus dem am frischen Präparate Beobachteten ergiebt, bei der Froschleber (und ebenso bei der Krötenleber) nur als Ausnahme gelten kann, fand ich ihn als Regel bei einigen Exemplaren von Triton cristatus, die ich untersuchte, und hier zeigt sich auch an den Leberrändern das Vorkommen der Cilien meist auf einzelne flachgewölbte Hügel beschränkt, deren Breite dem Durchmesser einer einzelnen Zelle entsprach (Fig. 2).

Von besonderer Bedeutung in Rücksicht auf die Eingangs erwähnte Auffassung Waldeyer's von dem peritonealen Flimmerepithel als »Keimepithel« im Gegensatz zu dem flimmerlosen »Endothel« erschien die Prüfung des gegenseitigen Lagerungsverhältnisses beider. Waldeyer sagt darüber (l. c. p. 122), »überall, wo Keimepithel in der eigentlichen Peritonealhöhle später erhalten bleibt, wie z. B. bei den Batrachiern, erscheint dasselbe dem bindegewebigen Peritonealendothel aufgelagert, so dass letzteres eine tiefere Zellenlage repräsentirt.« Ich komme später darauf zurück, dass es schon nicht richtig ist, von einem Erhaltenbleiben des Keimepithels in der Peritonealhöhle der Frösche zu sprechen, und will hier nur die Frage erörtern, ob wirklich an den Stellen, wo wir später Keimepithel im Sinne Waldeyer's, d. h. Flimmerepithel finden, unterhalb derselben sich noch ein tieferes »endotheliales« Zellstratum vorfindet. Auf welche Beobachtungen diese Behauptung sich stützt, führt Waldeyer nicht an und es blieb daher die Berechtigung derselben um so mehr zu prüfen, als die früheren Beobachter im Gegentheil augenscheinlich die flimmernden Zellen als zwischen die flimmerlosen Zellen einrangirt und mit ihnen, so zu sagen, in Reihe und Glied stehend betrachtet hatten. Meine eigenen Beobachtungen haben

mir keinen Zweifel gelassen, dass diese leztere Darstellung in der That dem wirklichen Sachverhalt entspricht.

Schon das Profilbild des Leberrandes spricht gegen Waldeyer. Niemals habe ich an demselben unterhalb der Flimmerzellen eine zweite tiefere Zelllage wahrnehmen können, die sich doch durch ihre Kerne zu erkennen geben müsste. Ausserdem müsste die äussere Begrenzungslinie der Zelldecke, falls es sich um eine Auflagerung der Flimmerzellen handelte, überall da wo die flimmerlosen Zellen zu Tage treten, stufenförmige Absätze zeigen, während in Wirklichkeit an diesen Uebergangsstellen ein ganz allmähliges Auf- und Absteigen, und somit eine flach wellenförmige Beschaffenheit der Oberfläche vorhanden ist. Noch entscheidender aber sind die Fläschenansichten des Zellenmosaik auf Silberpräparaten. Ich will keinen besonderen Werth darauf legen, dass sich an denselben niemals an den Stellen, wo Flimmerzellen sich befinden, zwei einander deckende schwarze Silbernetze zeigen, wie es die Uebereinanderlagerung der beiden Zellschichten nach Waldeyer erwarten liesse; es liesse sich dieser Umstand allenfalls daran erklären, dass das Silber nur die Grenzlinie der oberflächlichen Zellschicht schwärzt und auf die tiefer gelegene diesen Einfluss nicht übt. Betrachten wir aber die durch die Silberlinien erzeugte Zeichnung etwas genauer, und fassen namentlich die Stellen in's Auge, wo die beiden Zellarten aneinander stossen, so ergiebt sich aus folgenden Verhältnissen zur Evidenz, dass dieselben wirklich mosaikartig ineinander gefügt sind:

1. Die an die Flimmerfelder zunächst anstossenden flimmerlosen Felder unterscheiden sich in Grösse und Form nicht von den weiter abgelegenen. Bildeten die Flimmerzellen eine höhere Zelllage, so müssten an ihrer Peripherie nur Segmente der flimmerlosen Zellen durch die Silberlinien hervortreten, entsprechend den von den Flimmerzellen nicht verdeckten Theilen derselben; es würden hier also kleinere Felder von sehr unregelmässiger Form vorhanden sein müssen.

2. Die Ecken der peripherisch gelegenen Flimmerzellen erscheinen stets eingeschoben in den einspringenden Winkel, welcher durch den Zusammenstoss von zwei flimmerlosen Zellen gebildet wird, die Grenzlinie der letzteren tritt an die Ecke der Flimmerzellen heran, und vereinigt sich mit den beiden Seitenlinien derselben. Besonders deutlich ist dieses Verhältniss da, wo nur einzelne zerstreute Flimmerzellen eingeschaltet erscheinen. Wären die Flimmerzellen aufgelagert, so könnte eine solche regelmässige Beziehung ihrer Umrisse zu den

Grenzlinien der darunter gelegenen Zellen nicht stattfinden, es könnte dann nur vom Zufall abhängen, ob die Ecken der Flimmerzellen an der Peripherie mit den Grenzlinien der benachbarten Zellen zusammentreffen oder ob sie zwischen den Grenzlinien in diese Nachbarzellen selbst einspringen.

Ich verweise auf die Figur 5, welche die berührten Verhältnisse hinreichend erläutert. Der Waldeyer'schen Darstellung nach liesse sich vielmehr das fingirte Bild Fig. 5 A erwarten.

Noch haben wir, um für die Beurtheilung der Bedeutung des peritonealen Flimmerepithels das nothwendige thatsächliche Material zu gewinnen, einen Punkt, dessen Feststellung gewissen Schwierigkeiten unterliegt, zu erörtern, ich meine das Verhältniss des Tubenepithels zum peritonealen Epithel an den Tubenostien, wo der Uebergang beider ineinander stattfindet.

Die Beschaffenheit des Tubenepithels ist, soweit mir bekannt, bisher nur in ungenügender Weise beschrieben worden. A. Böttcher giebt in einer kleinen Abhandlung »über den Bau und die Quellungsfähigkeit der Froscheileiter« (Virchow's Archiv Bd. 37 p. 174) an, dass das Epithel eine einfache Lage von Cylinderzellen darstelle, welche in frischem Zustande hell und durchsichtig aussähen und mit langen Wimpern besetzt seien. Eine beigefügte Abbildung entspricht dieser Angabe. Ich kann nicht umhin, dieselbe als eine schematische zu betrachten, in Wirklichkeit ist die Structur der epithelialen Decke in den Froschtuben, wie ich finde, eine sehr viel complicirtere. Vor Allem ist Böttcher die Verschiedenheit des Epithels auf den longitudenalen, von der Tubenschleimhaut gebildeten Falten und in den dazwischen gelegenen Vertiefungen, in welchen sich die Drüsenmündungen befinden, entgangen. Das Flimmerepithel beschränkt sich auf die erwähnten Falten, wie sich sowohl an Querschnitten gut gehärteter Tuben, als auch an dem im Zusammenhange von der Innenfläche abgestreiften Epithel nach Behandlung mit Müller'schen Flüssigkeit oder mit Silberlösungen erkennen lässt. Namentlich an letzteren Präparaten tritt deutlich eine regelmässige Abwechslung ziemlich gleich breiter Streifen hervor, von denen die einen (Fig. 6, aa) aus grösseren flimmernden, die anderen (Fig. 6 b) aus flimmerlosen kleineren Zellen zusammengesetzt sind; letztere enthalten in regelmässigen Abständen den Drüsen-

mündungen entsprechend runde Lücken (c, c), in deren Umfange die Zellen eine concentrische Anordnung annehmen. Beiläufig sei bemerkt, dass an dem abgelösten und flach ausgebreiteten Epithel natürlich sowohl die Abstände zwischen den Drüsenreihen als auch die Entfernungen der einzelnen Drüsen einer Reihe viel beträchtlicher erscheinen, als in deren natürlichem Situs, in welchem die Drüsen durch die faltige Zusammenschiebung der Schleimhaut dicht aneinanderrücken; es bildet nämlich die Schleimhaut zwischen den Drüsen auch kleine Querfältchen, die in Verbindung mit den Längsfalten der Innenfläche den Eileiter das schon ältern Forschern (z. B. Rathke) bekannte bienenwabenähnliche Aussehen geben.

Auf dem in Fig. 6 abgebildeten, das abgestreifte Tubenepithel darstellenden Silberpräparate bilden die Zellen der Flimmerstreifen polygonale hellbräunliche, von schwarzen Linien umsäumte Felder von durchschnittlich 0,02 Mm. Durchmesser, zwischen denen zahlreiche kleine (zwischen 0,004 und 0,006 Mm. schwankende) völlig farblose Kreise (d, d, d) eingeschaltet sind, begrenzt durch bogenförmige Ausschitte der Zellcontouren. Es erinnern diese hellen Kreisfiguren sofort an die vielfach an anderen Epithelien beschriebenen Stomata und in der That erweisen sie sich bei controlirender Untersuchung von Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit als solche; sie stellen nämlich die offenen Mündungen von Becherzellen dar, welche zwischen den Flimmerepithelien in ähnlicher Weise eingeschaltet sind, wie es F. E. Schulze in seinem bekannten Aufsatze »Ueber Epithel- und Drüsenzellen« (Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. III, p. 137) durch zahlreiche vortreffliche Abbildungen, die sich auf Präparate der verschiedensten Organe beziehen, illustrirt hat, wobei er allerdings auffallender Weise bemerkt, dass er auf der Genitalschleimhaut Nichts dergleichen gefunden habe (p. 197). Die beste Anschauung geben Seitenansichten der Zellen, wie eine solche in Fig. 7 wiedergegeben ist. An den mit etwa 0,003 Mm. langen Cilien besetzten eigentlichen Epithelzellen unterscheidet man hier einen oberen, breiten, den Zellkern einschliessenden und mit glänzendem Basalsaum versehenen Zellkörper, der sich nach unten konisch zuspitzend, in einen scheinbar fadenförmigen Fortsatz ausläuft; letzterer stellt sich bei Betrachtung der Zellen in verschiedenen Lagen als der optische Durchschnitt des stark abgeplatteten unteren Theiles derselben heraus, welcher sich zwischen die Becherzellen einschiebt und den zwischen diesen übrigbleibenden Raum erfüllt.

Sehr merkwürdig und vielleicht an keiner andern Schleimhaut bisher beobachtet ist der Reichthum an Becherzellen, von welchem man an den vorhin beschriebenen Silberpräparateu nur deshalb eine unvollkommenere Vorstellung bekommt, weil der grösste Theil derselben nach oben hin blind abgeschlossen ist und durch die aneinanderstossenden breiten basalen Theile der Flimmerepithelien überwölbt wird. Untersucht man dagegen Isolationspräparate aus Müller'scher Flüssigkeit, an denen sich übrigens der Zusammenhang ganzer Zellreihen oft erhält (Fig. 7), so überzeugt man sich, dass die Einschaltung einer Becherzelle zwischen je zwei Flimmerepithelien ein ganz constanter Befund ist, so dass die Zahl beider ungefähr als eine gleiche zu schätzen ist; niemals habe ich Flimmerzellen gesehen, die in ihrer ganzen Länge aneinandergefügt waren, immer berührten sie sich nur mit ihrer Basis, so dass die glänzenden Basalsäume und der Flimmersaum gewölbeähnlich über die von den Becherzellen eingenommenen nischenförmigen Räume zwischen den Epithelien hinwegliefen, nur hie und da gelang es in der Profilansicht der Epitheldecke mit Deutlichkeit die Ausmündung eines offenen Halses der Becherzellen an der Oberfläche zu constatiren. Was die Form der letztern betrifft, so erscheinen die oben abgeschlossenen Zellen fast eiförmig abgerundet, bei den geöffneten bemerkt man einen als schmalen, kurzen Ring erscheinenden Aufsatz, welcher sich zwischen die Basalsäume der Flimmerzellen einschiebt, so dass die Zelle demnach die besonders von Eimer[1]) für die Becherzellen des Dünndarms beschriebene Krugform annimmt. Bei einer Höhe von durchschnittlich 0,03 Mm. (entsprechend der Höhe der Flimmerzellen) misst ihre Breite 0,016—0,02 Mm. Ihre Wand erscheint an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit als glänzende, scharfgezeichnete Contourlinie, der Inhalt blass und feinkörnig, ein 0,008 Mm. grosser Kern ist in die Wandung in verschiedener Höhe, meist ungefähr in der Mitte eingefügt. Bemerkenswerth sind gewisse, wie es scheint, constante Anhänge, welche der nach abwärts gerichtete Fundus der Becherzellen zeigt, meist sah ich nur einen kleinen spitz ausgezogenen Zipfel oder Sporn (Fig. 7), öfters ging derselbe aber auch über in einen längeren Faden und in einem Falle, (bei einem Frosch, dessen Tube nach dem Hindurchgange der Eier in der Brunstzeit theilweise noch in stark aufgequollenen Zustande

1) Eimer, über Becherzellen, Virchow's Archiv, Bd. 42. p. 490

sich befand) setzte sich der Fundus vieler Becherzellen in einen ziemlich breiten, ebenfalls offenbar hohlen Schlauch fort, innerhalb dessen (ebenso wie in den erwähnten fadenförmigen Anhängen) alsdann meist ein Kern sichtbar war (vgl. Eimer l. c. p. 536), während die Zelle selbst keinen Kern enthielt (Fig. 8). Das Schicksal dieser Fortsetzungen der Becherzellen im subepithelialen Bindegewebe, in welches sie sich offenbar einsenken, zu verfolgen, war ich nicht im Stande.

Das beschriebene Bild des Epithels ändert sich in dem vordersten Abschnitte der Tuben; $^1/_4$ bis $^1/_2$ Centimeter unterhalb der abdominalen Ostien derselben hören die Drüsen und auch die Faltenbildungen auf, und die nunmehr glatte Innenfläche der Tuben erscheint hier mit einer gleichmässigen, flimmernden Epitheldecke versehen, deren Elemente in unmerklichem Uebergange die Charaktere der früher beschriebenen peritonealen Flimmerzellen annehmen. An Silberpräparaten, welche die Tubeno stien mitsammt dem anstossenden parietalen und pericardialen Abschnitte des Peritoneums, sowie die oben erwähnte zum Leberrande tretende, die Fortsetzung der vorderen Tubenwand darstellende Bauchfellfalte umfassen, lässt sich in Betreff dieses Ueberganges noch folgendes Näher feststellen: an der vorderen Tubenwand setzt sich das Flimmerepithel von der Innenfläche über den freien Rand hinüber auf die Aussenfläche fort und schneidet dicht unterhalb desselben in einer schräge von innen und oben nach unten und aussen gerichteten Linie ab, indem hier das grosszellige, flimmerlose Peritonealepithel beginnt, welches im ganzen weitern Verlauf die Tuben von aussen bekleidet; von der Innenfläche der hinteren Wand aus verbreitet sich das Flimmerepithel über die ganze Aussenfläche des Herzbeutels und geht von hier aus auf die vordere Bauchwandung über, es wird in dieser ganzen Ausdehnung nur durch schmale Züge flimmerloser grösserer Epithelplatten unterbrochen; die von der medialen Ecke des Ostiums als Fortsetzung der vorderen Tubenwand zur Leber tretende Peritronalduplicatur endlich ist an ihrer ganzen inneren, dem Tubenostium zugewandten Fläche mit Flimmerepithel bedeckt, welches von hier aus auf die Oberfläche der Leber übergeht und hier die früher besprochene Anordnung annimmt.

Gehen wir nunmehr an die Verwerthung der mitgetheilten Thatsachen, so haben wir uns vor Allem einiger der Entwicklungsgeschichte der Batrachier entnommener Erfahrungen zu erinnern, es betreffen dieselben theils die in den verschiedenen Entwicklungsperioden wechselnde Gestaltung der die Leibeshöhle auskleidenden Zellschicht, theils die Entstehungsweise der Eileiter. In ersterer Beziehung lehren die von Götte[1]) bei Bombinator igneus angestellten Untersuchungen, dass bei dem ersten Auftreten der serösen Höhle im Embryo eine einfache gleichmässige Schicht kurzcylindrischer Zellen dieselbe austapeziert (l. c. Fig. 12, 13, 15), in ähnlicher Weise, wie es durch Schenk[2]) für das Hühnchen festgestellt ist. Diese mit Waldeyer's Beschreibung des Keimepithels übereinstimmende Beschaffenheit verliert sich in einer vorläufig nicht näher bestimmbaren Zeitperiode und wir finden alsdann bei jungen Fröschen beiderlei Geschlechts eine durchweg sogenannte endotheliale Auskleidung des Bauchraums. Ein neuer Wechsel tritt zur Zeit der Geschlechtsreife auf, jetzt erst nämlich entwickeln sich bei den Weibchen an den vorhin benannten Orten die Flimmerzellen auf dem Peritoneum und es entsteht so eine früher nicht vorhandene Differenzirung in zwei charakteristisch unterschiedene Zellformen, welche sich gemeinsam an der Bildung der peritonealen Epitheldecke betheiligen.

Ich kann nicht umhin, hier zu bemerken, dass Waldeyer auffallender Weise die letztere Thatsache, die erst in die Zeit der Geschlechtsreife fallende Entwicklung der Flimmerzellen, übersehen zu haben scheint, obwohl bereits Thiry sowohl als Schweigger-Seidel und Dogiel ausdrücklich darauf hingewiesen haben. Auf p. 221 seines Buches heisst es: »ich will für jetzt nicht entscheiden, ob das Keimepithel von Anfang an, auch beim Hühnchen, die ganze Peritonealhöhle auskleidet. — — — Bei den Batrachiern bleibt ja ohnedies ein grosser Theil der Bauchhöhle mit Flimmerepithel bekleidet« und in demselben Sinne sagt Waldeyer an der schon vorhin citirten Stelle: »überall, wo Keimepithel in der eigentlichen Peritonealhöhle später erhalten bleibt z. B. bei den Batrachiern — —«[3]).

---

1) Goette, Untersuchungen über die Entwicklung des Bomb. igneus im Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. V. 90.

2) Schenk, Beitrag z. Lehre von den Organanlagen im motorischen Keimblatt. Wiener Acad. Schriften Bd. LXVII. p. 189.

3) Auch Kapff (Untersuchungen über das Ovarium und dessen Be-

Ich kann mich im Widerspruche mit diesen Angaben nur den vorhin genannten Autoren anschliessen und möchte noch hinzufügen, dass sich bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Fröschen nicht nur leicht die gänzliche Abwesenheit von Flimmerepithelien in der Bauchhöhle nachweisen lässt, sondern dass es mir bei darauf gerichteter Aufmerksamkeit auch nicht gelungen ist, bei dergleichen Thieren auf dem Peritoneum irgend welche Zellen aufzufinden, welche nicht den Charakter des gewöhnlichen platten Endothels der serösen Häute hatten und sich etwa von ihnen durch geringeren Umfang, grössere Höhe und protoplasmatische Beschaffenheit unterschieden, Zellen, die somit als noch unentwickelte, d. h. noch nicht mit Cilien besetzte Ueberreste eines Keimepithels im Gegensatze zu den übrigen endothelialen Zellen hätten angesprochen werden können. Man überzeugt sich hiervon am besten durch einen Vergleich junger männlicher und weiblicher Thiere; bei beiden erhält man völlig die gleichen Bilder eines gleichmässigen grosszelligen Endothelmosaik, wenn man die Oberfläche solcher Organe, welche bei erwachsenen weiblichen Thieren Flimmerepithel tragen, mit Silberlösungen behandelt.

Eine fernere, für unser Thema bedeutungsvolle entwicklungsgeschichtliche Thatsache verdanken wir gleichfalls den bereits oben angeführten Untersuchungen Goette's bei Bombinator igneus. Wie dieser Forscher nachweist und wie es neuerdings eine in Waldeyer's Laboratorium in Strassburg ausgeführte Arbeit Romiti's[1]) für eine andere Species (Bufo cinereus) bestätigt, ist die erste Anlage des primitiven Urogenitalcanals der Batrachier, welcher bei den weiblichen Thieren sich weiterhin zur Tube gestaltet, zurückzuführen auf eine zur Zeit, wo die so eben erst durch eine Spaltung des mittleren Keimblatts entstandene Peritonealhöhle noch von einem kurzen Cylinderepithel ausgekleidet ist, erfolgende taschenförmige Ausstülpung dieses Epithels, welches sich demnach direkt fortsetzt und in unver-

---

ziehungen zum Peritoneum in Reichert's und du Bois' Archiv 1872 p. 553) scheint von derselben irrigen Voraussetzung auszugehen, wenn er sagt: »wo die Abflachung (des ursprünglichen Cylinderepithels der Bauchhöhle) nicht gleichmässig geschieht, wie bei vielen niederen Wirbelthieren, bleiben inselförmige Partien in der Bauchhöhle zurück, welche das ursprüngliche höhere Epithel auch später noch tragen«,

1) Romiti über den Bau und die Entwicklung des Eierstocks und des Wolff'schen Ganges in M. Schultze's Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. X, p. 200.

änderter Qualität übergeht in das Epithel, welches den ursprünglich blind abgeschlossenen Tubenkanal umschliesst. Genauere Angaben über die fortschreitende histologische Entwicklung der Tube fehlen, doch lässt sich soviel leicht constatiren, dass die flimmernde Epitheldecke der Tubenschleimhaut und ihr drüsiger Bau bereits zu einer Zeit völlig ausgebildet wird, wo wir die Innenfläche der Peritonealhöhle noch frei von Flimmerepithel und mit einer einfachen Schicht endothelialer Zellen bedeckt finden.

Diese Befunde in Verbindung mit den vorhin angegebenen bei erwachsenen Fröschen führen nun, wie mir scheint, mit logischer Nothwendigkeit zu folgenden Schlussfolgerungen:

1) Das kurzcylindrische Epithel, welches ursprünglich in gleicher Weise Bauchhöhle und Tubenanlagen auskleidet, nimmt im weitern Verlaufe in beiden genannten Theilen eine verschiedene Entwicklungsrichtung; während es sich in der Bauchhöhle allmählig abflacht und zu einer platten endothelialen Zellschicht sich gestaltet, gewinnt es in der Tube den Charakter eines echten Schleimhautepithels und wird theilweise flimmernd.

2) Das abgeplattete Endothel der Bauchhöhle nimmt später zur Zeit der Geschlechtsreife ebenfalls zum grossen Theile (soweit es dem physiologischen Zwecke der Eibeförderung entspricht) eine mit dem Epithel des vordersten Tubenabschnittes übereinstimmende Beschaffenheit an und wird zu einem Flimmerepithel.

3) Eine genetische Verschiedenheit zwischen peritonealem Flimmerepithel und Endothel im Sinne Waldeyer's, welcher nur ersteres auf die ursprüngliche kurzcylindrische Auskleidungsschicht der Bauchhöhle zurückführt, letzteres dagegen als hervorgegangen aus dem bindegewebigen Substrat nach Atrophie der ursprünglichen Zelldecke betrachtet, existirt nicht; beide sind vielmehr, wie es auch Kapff (l. c.) behauptet und Romiti am Schlusse seines oben erwähnten Aufsatzes wenigstens als möglich zugegeben hat, genetisch völlig identisch.

Die Begründung dieser Sätze lässt sich nach dem bereits Gesagten in wenige Worte zusammenfassen. Nachdem wir constatirt haben, dass in dem Jugendalter des weiblichen Frosches das ursprünglische Cylinderepithel der Bauchhöhle durchweg durch ein plattes Endothel ersetzt ist und dass während dieser Periode sich an keiner Stelle der gesammten Oberfläche des Peritoneums Reste jenes Epithels in unverändertem Zustande nachweisen lassen, wie

Waldeyer vorausgesetzt hatte, so bleibt uns zur Erklärung dieses Wechsels nur die Wahl zwischen der Annahme einer allmähligen Umwandlung sämmtlicher cylindrischer Epithelzellen zu platten endothelialen Zellen oder der Annahme einer nach völligem Schwunde jenes Epithels stattfindenden Entwicklung des Endothels aus dem bindegewebigen Substrat in der ganzen Ausdehnung der Bauchhöhle. Verfolgen wir nun die Consequenzen dieses letzteren Falles, so würde sich ergeben, dass die später zur Zeit der Geschlechtsreife auftretenden Flimmerzellen, da sie eben als in situ zurückgebliebene Reste jenes Epithels nicht aufgefasst werden können, nur dadurch in einen genetischen Zusammenhang mit denselben gebracht werden können, dass man sich den Vorgang ihrer Bildung als ein Hinüberwuchern des Tubenepithels von den Ostien aus über das Peritoneum und die daselbst mittlerweile entstandenen Endothelzellen vorstellt. Hiegegen spricht aber der oben geführte Nachweis, dass die Flimmerzellen den Endothelzellen nicht aufgelagert, sondern zwischen dieselben einrangirt sind, so dass sie gemeinschaftlich mit ihnen eine einfache Zellschicht mosaikartig zusammensetzen. Ueberdies ist, worin alle Beobachter übereinstimmen, ein continuirlicher Zusammenhang zwischen dem Epithel der Tubenostien und den Flimmerzellen des Peritoneums keineswegs allgemeine Regel, sehr häufig bilden letztere völlg isolirte, rings vom Endothel eingeschlossene Inseln, in welcher Beziehung namentlich die ganz vereinzelt stehenden Flimmerzellen bei Triton von Interesse sind. Es bleibt daher nur übrig, die Flimmerepithelien des Bauchfells aus den früher an ihrer Stelle vorhandenen Endothelien hervorgehen zu lassen und es würde sich somit, falls wir letzter nicht ebenso wie das Tubenepithel auf das ursprüngliche Cylinderepithel zurückführen, sondern vielmehr aus dem bindegewebigen Substrat desselben ableiten, ein histogenetischer Gegensatz zwischen Tubenepithel einerseits und peritonealem Flimmerepithel und Endothel andrerseits herausstellen; eine Auffassung, die sich wegen des ganz unmerklichen, continuirlichen Uebergangs der epithelialen Tubenbekleidung in die Flimmerdecke des Peritoneums verbietet.

Eine weitere Frage beträfe die Art und Weise der Bildung der Flimmerzellen aus den Endothelien. Da die ersteren beträchtlich kleiner sind als letztere, so dürfte es wahrscheinlich sein, dass es sich dabei nicht um eine direkte Umwandlung handelt, sondern dass ein Vermehrungsprocess der Zellen damit verbunden ist in der Art,

dass zwei oder mehr Flimmerzellen von einer einzelnen Endothelzelle abstammten. Es würde hiegegen auch nicht der Einwand erhoben werden können, dass, wie angegeben, ganz einzeln stehende Flimmerzellen vorkommen, da ja der Fall statuirt werden darf, dass von den aus der Theilung einer Endothelzelle hervorgehenden jungen Zellen nur eine einzelne zur Flimmerepithelzelle sich entwickelt, während die übrigen den Character von Endothelzellen beibehalten. Eine wichtige Stütze erhält die Annahme eines der Entstehung der Flimmerzellen zu Grunde liegenden Proliferationsprocesses jedenfalls in den von E. Klein (l. c.) angeführten Beobachtungen; derselbe fand nämlich nicht nur in Fällen chronischen Peritonits bei Froschweibchen eine aussergewöhnlich grosse Verbreitung des Flimmerepithels auf dem Peritoneum, sondern es gelang ihm auch, die Entstehung von Flimmerzellen im Innern von Endothelien durch eine eigenthümliche endogene Produktion bei der Bildung der von Remak beschriebenen Flimmercysten des Froschmesenteriums zu verfolgen. Ich brauche nicht besonders zu bemerken, wie diese letztere Beobachtung, und ebenso Klein's Angabe, einmal einen Lymphsinus im Peritoneum gleichfalls von Wimperepithel ausgekleidet gefunden zu haben, jedenfalls für die oben deducirte Möglichkeit einer Entstehung von Wimperzellen aus Endothelien schwer ins Gewicht fällt, und halte ich es nicht für gererechtfertigt, wenn Waldeyer (Jahresbericht l. c.) Klein's in diesem Sinne gehaltene Deutung der Thatsachen in Zweifel zieht.

Zum Schluss kann ich nicht umhin, auf die principielle Bedeutung hinzuweisen, welche die gewonnenen Resultate in Anspruch nehmen dürften. Die Mehrzahl der Histologen, wenigstens in Deutschland, hat sich gegenwärtig dem von His (die Häute und Höhlen des Körpers p. 18) gemachten Vorschlage angeschlossen, die »Zellenschichten, welche den Binnenräumen des mittleren Keimblatts zugekehrt sind« und »die Zellenschichten, welche aus den beiden Grenzblättern hervorgegangen sind« durch besondere Namen zu unterscheiden, die ersteren als Endothelien (unächte Epithelien), die letztere als Epithelien sensu strictiori (echte Epithelien) zu bezeichnen. Es liegt dieser Unterscheidung die Ansicht zu Grunde, dass beide

Zellarten, abgesehen von ihrem verschiedenen embryonalen Ursprunge, auch in späteren Zeiten ein gewisses chararakteristisches morphologisches Gepräge an sich tragen. His selbst hat eine kurze Skizze der ihnen eigenthümlich zukommenden Merkmale entworfen und seine Nachfolger haben im Vertrauen darauf nicht selten es unternommen, aus der Beschaffenheit der fertigen Zellen auf ihren embryonalen Ursprung zurückzuschliessen; beruht doch zum Theil Waldeyer's Lehre vom Keimepithel auf einer solchen Voraussetzung. Vergeblich hatte Henle in seinen Jahresberichten (1865 p. 23, 1869 p. 23) wiederholt dagegen protestirt, dass man den Epithelien und Endothelien im His'schen Sinne bestimmte, sie unterscheidende Formen zuschrieb; »wenn man bezweifeln wollte«, so schreibt er, »ob das einfache Pflasterepithelium der Schleimhäute z. B. der Paukenhöhle und das Epithelium der serösen Häute gleich platt seien, so wird doch Niemand einen Unterschied aufzufinden im Stande sein zwischen dem Flimmerepithelium der Schleimhäute und den flimmernden Streifen, die sich zum Behufe der Fortbewegung der Eier in der Wand seröser Höhlen finden«.

Die vorliegenden Untersuchnngen zeigen, dass Henle's Bedenken durchaus begründet sind und dass namentlich letzteres Beispiel sehr zutreffend gewählt ist. Wir sind durch dieselben zu der Annahme gezwungen worden, dass ein und dieselbe embryonale, dem mittleren Keimblatt angehörige Zellschicht sich zum Theil nach dem Typus eines Schleimhautepithels, zum Theil nach dem Typus des Epithels seröser Häute ausbildet und wir haben ferner nachgewiesen, dass aus Zellen von dem letzteren Charakter zu einer gewissen Zeit wiederum Zellen hervorgehen, die sich in Nichts von Schleimhautepithelien unterscheiden.

Wenn wir diesen Thatsachen gegenüber die His'sche Terminologie beibehalten wollen, so werden wir den Ausweg benutzen müssen, dass wir als unterscheidendes Kriterium zwischen Endothel und Epithel entweder ausschliesslich die histogenetischen Verhältnisse der Zellen betrachten und die Form der Zellen dabei ausser Acht lassen oder dass wir umgekehrt die morphologische Beschaffenheit der Zellen ohne Rücksicht auf den embryonalen Ursprung als massgebend ansehen. Da nun die Durchführung des ersteren Gesichtspunktes augenscheinlich grossen Schwierigkeiten begegnen würde, wegen unserer noch durchaus unzureichenden Kenntniss der Entwicklung der Gewebe, so dürfte der zweite Vorschlag sich sehr empfehlen.

Wir würden alsdann, wie schon Ranvier[1]) in seiner Classification der Epithelien es gethan hat, als Endothelien einfach alle platten einschichtigen Zelllagen bezeichnen, an welchem Orte des Körpers sie sich auch finden mögen und welches auch ihr Ursprung sei.

Auch die pathologische Histologie wird mit den am Froschperitoneum gemachten Erfahrungen rechnen müssen und demnach auf den von Waldeyer[2]) noch kürzlich als Fundamentalsatz hingestellten Ausspruch: »dass, sobald die erste Differenzirung der Furchungszellen und ihre Trennung in die blattförmigen Keimanlagen vollzogen ist, von da ab keine einzige genetische Vermischung der verschiedenen Zellenformen und Zellenarten mehr geschieht«, nicht unbedingt bauen dürfen. Gerade in Bezug auf die epithelialen Gebilde lassen sich pathologische Thatsachen anführen, die demselben mit Bestimmtheit widersprechen. Ohne mich auf das schwierige und verwickelte Gebiet der pathologischen Geschwulstbildungen, in Bezug auf welche (speciell die Carcinome) diese Frage hauptsächlich discutirt worden ist, einzulassen, sei hier nur an die viel klarer vorliegenden Verhältnisse bei entzündlichen Veränderungen erinnert. Wer einen Zweifel daran hat, dass die Epithelien seröser Häute unter pathologischen Einflüssen mit den Epithelien der Schleimhäute übereinstimmende Charaktere annehmen können, der betrachte die in E. Wagner's Schrift »das tuberkelähnliche Lymphadenom« auf Taf. I, Fig. 3 gegebene Abbildung einer Pleura im Zustande chronischer Entzündung, welche im Texte (p. 23) in folgender Weise erläutert wird: die Epithelauskleidung der Lymphgefässe und die der Pleuraoberfläche verhielt sich vollkommen gleich, nur dass dort das Epithel meist einfach, höchstens doppelt, hier stets zwei- bis vierschichtig war. Dasselbe erinnerte in keiner Beziehung an das Epithel normaler Lymphgefässe. Im Allgemeinen hatten die Epithelien die grösste Aehnlichkeit mit dem sogenannten Uebergangsepithel der Harnwege. An der Pleuraoberfläche fielen vorzugsweise mehr oder weniger cylindrische Zellen auf, freilich mit so verschiedenartiger Gestalt, dass manche den Flimmerzellen der Trachea, andere dem Darmepithel, noch an-

---

1) Ranvier, Epithelium Nouveau Dictionnaire de médecine et de chirurgie practiques cfr. Referat im Centralbl. f. d. medicin. Wiss. 1871. p. 496.

2) Waldeyer die Entwicklung der Carcinome II in Virchow's Archiv Bd. 41, Separatabdr. p. 11.

dere den Zellen des Rete Malpighi u. s. w. glichen, während wieder andere mit keiner physiologischen Cylinderzelle zu vergleichen waren. Diese Zellen lagen an der Pleuraoberfläche zu unterst, hatten meist einen, selten zwei, bisweilen drei bis vier Kerne, während die höherliegenden mehr rundlich eckig, grösser und mit grösserem Kern versehen waren«[1]).

Anhang.

Die Drüsen der Froscheileiter.

Wir haben bereits in dem grossen Reichthum der Epithelbedeckung der Froscheileiter an Becherzellen eine für die Produktion eines Secrets von Seiten der Schleimhaut, wie wohl unzweifelhaft anzunehmen, bestimmte Einrichtung kennen gelernt, demselben Zwecke dient ein ausserordentlich entwickelter Drüsenapparat, bestehend aus dicht gedrängten, cylindrischen, öfters im unteren Theile gabelförmig gespaltenen Drüsenschläuchen, welche fast die ganze Dicke der Eileiterwandung ausmachen. Schon der Umstand, dass diese Drüsen, entsprechend den verschiedenen Phasen des Geschlechtslebens, in regelmässiger Periodicität zwischen progressiver Entwicklung und regressiver Metamorphose fluctuiren, verleiht ihnen ein besonderes Interesse, ausserdem aber bieten sie noch einige andere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten dar, auf welche theilweise bereits A. Böttcher in seinem oben citirten Aufsatze aufmerksam gemacht hat. Dieselben betreffen die Zellen, welche das Epithel dieser Drüsenschläuche darstellen und denen die Eileiter die merkwürdige Eigenschaft verdanken, durch Imbibition von Wasser, wie Böttcher nachgewiesen, auf mehr als das Hundertfache ihres natürlichen Gewichts aufschwellen zu können.

---

1) Sehr entschieden hat sich, wie ich nachträglich ersehe, neuerdings auch Fr. Tourneux in seinem Aufsatz »Recherches sur l'epithelium des sereuses (Robin Journal de l'anatomie et de la physiologie 1874 No. 1) gegen die gebräuchliche Unterscheidung zwischen Endothelien und Epithelien ausgesprochen. Er nennt dieselbe eine »distinction absolument arbitraire« und sagt: »Si nous n'acceptons pas cette dénomination, c'est qu'en réalité les tissus désignés depuis longtemps déjà sous le nom d'épitheliums et ceux, auxquels on prétend réserver le nom d'endothélium, ne se distinguent par aucum caractère typique«.

Es füllen diese Zellen, in einfacher Schicht die Tunica propria der Drüsen (eine, soviel ich sehe, structurlose, homogene Glashaut) bekleidend, das Drüsenlumen fast vollständig aus, so dass nur in der Mitte ein enger Centralcanal übrigbleibt; bei einer ziemlich dickwandigen, in Alkohol erhärteten Tube z. B. war der Durchmesser desselben 0,012 Mm. bei einer Breite des Querschnitts der Schläuche von 0,1 Mm. Die Form der Drüsenzellen lässt sich leicht aus ihren Durchschnitten in verschiedenen Ebenen constatiren. Stellt man den Tubus auf die Oberfläche der Tunica propria ein, so erscheinen (sowohl am frischen Präparate in Humor aqueus als nach vorheriger Härtung) die Grundflächen der Zellen gegeneinander abgeplattet, sie bilden entweder ziemlich reguläre gleichseitige oder etwas verschobene, ungleichseitige Sechsecke, auf dem kreisförmigen Querschnitt eines Drüsenschlauches werden die Grenzlinien der Zellen durch Radien gebildet, welche vom Centralcanal gegen die Peripherie divergiren, jede Zelle erscheint hier also als ein dreieckiger Kreissector mit fehlender Spitze (entsprechend dem Centralkanal); der longitudinale Durchschnitt der Drüseuschläuche endlich lehrt uns, dass die Zellen im Drüsenfundus gleichfälls durch gegen den Centralcanal convergirende Linien abgegrenzt sind, während in dem cylindrischen Theile des Drüsenschlauches die Grenzlinien parallel und zwar entweder senkrecht oder meistens etwas schräge zur Tunica propria verlaufen, indem der dem Centralcanal zugewandte Theil der Zelle etwas höher steht, als der der Wandung anliegende, sie stellen hier demnach Rechtecke oder Parallelogramme dar, die mit ihren Langseiten zusammenstossen; häufig sind letztere nicht ganz gerade gestreckt, sondern bilden flache Bogenlinien mit nach oben gerichteter Convexität.

Zur näheren Erforschung der Structur der Zellen untersuchten wir zunächst Zerzupfungspräparate gutentwickelter Tuben in Humor aqueus. Besonders auffallend ist an solchen Präparaten der Befund eigenthümlicher kleiner kugliger Körperchen (Fig. 9), welche in grosser Zahl die Zusatzflüssigkeit erfüllen und die, wie man sich leicht überzeugt, als ausgetretener Inhalt der Drüsenzellen zu betrachten sind. Dieselben liegen theils einzeln zerstreut, theils häufig in langen perlschnurartigen Reihen theils zu kleineren und grösseren unregelmässig gestalteten Gruppen vereinigt. Die Grösse dieser Körperchen ist eine sehr ungleiche in ein und demselben Präparat, im Allgemeinen jedoch lässt sich sagen, dass man sie um so mehr ent-

wickelt antrifft, je dicker und transparenter die zur Untersuchung gewählte Tube ist und um so kleiner, je collabirter und opaker das Aussehen der Tuben. Im ersteren Falle erreichen sie die Grösse der menschlichen rothen Blutkörperchen, im letzteren gehen sie herunter bis auf die Grösse der gröberen Granulationen im Protoplasma. Immer erscheinen sie als farblose, helle, scharf umschriebene Bläschen, deren Lichtbrechungsvermögen im umgekehrten Verhältnisse zu ihrem Volumen zu stehen scheint, die grösseren unter ihnen sind blass und wenig lichtbrechend, die kleineren stark glänzend und dunkelrandig, fast wie Fetttröpfchen. In den ersteren markirt sich ausserdem ziemlich constant ein central oder excentrisch gelegenes, kleines glänzendes Pünktchen, das sich etwa wie ein Kernkörperchen innerhalb eines Kerns ausnimmt. Offenbar handelt es sich hier um dieselben Gebilde, welche Böttcher, der die Untersuchung frischer Präparate versäumt zu haben scheint, an durch Chromsäure oder Alcohol erhärteten Tuben als die Drüsenzellen zusammsetzende »polygonale Stücke« beschreibt, indem ihre Contouren hier allerdings durch gegenseitigen Druck polygonal abgeplattet erscheinen; es sind zugleich diejenigen Gebilde, auf welche die enorme Quellungsfähigkeit der Eileiter zurückzuführen ist. Ich werde sie in Ermangelung eines ihre noch unbekannte chemische Natur bezeichnenden Ausdruckes vorläufig Colloidkugeln nennen. Dass sie aus einer weichen dehnbaren Substanz bestehen, sieht man leicht daran, das sie, ähnlich den rothen Blutkörperchen, wenn sie durch Strömungen in Bewegung gesetzt werden, sich häufig lang ausziehen, um später wieder ihre kuglige Gestalt anzunehmen.

Wie schon gesagt, es ist die Substanz dieser Colloidkugeln, welche bei der Quellung der Eileiter Wasser imbibirt. Man würde jedoch irren, wenn man erwartete, bei Zusatz von Wasser dieselben allmählig an Umfang zunehmen und die gequollenen Klümpchen schliesslich zusammenfliessen zu sehen. Ich finde vielmehr, dass dieselben unter der Einwirkung einer wässrigen Zusatzflüssigkeit, nachdem sie vorher erblasst und ihre Contouren wegen Abnahme der Brechungskraft schwer kenntlich geworden sind, häufig aber auch ohne ein solches voraufgegangenes Erblassen plötzlich dem Blicke sich entziehen, ohne dass ich jemals eine Aufquellung beobachtet hätte. Es macht der Vorgang dieses plötzlichen Verschwindens der Kügelchen durchaus den Eindruck, als ob eine zarte, sie umhüllende Membran beim Eintritt der Endosmose platzte und dieselben nunmehr ihren Inhalt in

die umgebende Flüssigkeit austreten liessen. Allerdings habe ich die geborstenen Membranen nie nachweisen können und ebensowenig vermag ich bestimmt anzugeben, ob sich dabei die vorhin erwähnten kleinen glänzenden Körnchen im Innern der Colloidkügelchen erhalten.

Suchen wir nunmehr diese eigenthümlichen Massen in ihren natürlichen Behältern, den Hohlräumen der Drüsenzellen, zu beobachten, so finden wir sie hier gewöhnlich keineswegs so deutlich markirt, als in isolirtem Zustande. Sie liegen nämlich innerhalb derselben so dicht aneinander gepresst, dass der Inhalt nicht in Kügelchen gesondert, sondern als eine homogene, mattglänzende Substanz erscheint, in der nur die erwähnten kleinen stärker glänzenden, wie kleinste Fetttröpfchen sich darstellenden Körnchen sich hervorheben. (Fig. 10.) Nur in denjenigen Zellen, aus welchen ein Theil des Inhalts hervorgetreten ist und die zurückgebliebenen Kügelchen sich demnach dissociirt haben, treten ihre Umrisse ebenso deutlich, wie in freiem Zustande hervor. Es ist hier also ein ähnliches Verhältniss, wie es die rothen Blutkörperchen darbieten; bei dichter Aneinanderpressung, wie z. B. bei der venösen Stauung[1]), fliessen dieselben zu einer anscheinend continuirlichen homogenen Masse zusammen, die sich erst bei Aufhebung des Druckes wieder in die einzelnen Elemente auflöst. Die Form, welche die Zellen aus den Drüsenschläuchen in Humor aqueus annehmen, ist übrigens stets eine abgerundete, kugel- oder eiförmige, ein scharfliniger Umriss deutet auf die Anwesenheit einer umschliesenden Membran hin und diese tritt um so deutlicher hervor, je mehr Inhaltsmasse verloren gegangen ist, sie hebt sich alsdann als ein zartes hyalines Häutchen, wie ein weiter, die Inhaltsreste umhüllender Mantel, ab. An solchen Zellen erkennt man auch öfters den Kern als ein ovales, granulirtes und mit Nucleolus versehenes Körperchen von etwa 0,008 Mm. Länge und 0,05 Mm. Breite.

Weitere Aufschlüsse über die Beschaffenheit unsrer Zellen erhielt ich an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit (Fig. 11). Nach der auch in diesem Medium erfolgenden Quellung der Eileiter mit Zerstörung der Colloidkügelchen erscheinen die Zellen als grosse helle, annähernd runde Blasen, in denen sich durch Hämatoxylin sehr leicht und constant ein (seltener zwei oder drei) Kerne nachweisen lassen. Im Umfange des Kernes erscheint etwas glänzendes Proto-

1) Cohnheim, über venöse Stauung, Virchow's Archiv Bd. 41.

plasma als schmaler Hof angesammelt, von dessen Peripherie feine zackige Strahlen ausgehen, welche durch ihre Anastomosen häufig ein die ganze Zelle überziehendes feines Netz zu bilden scheinen. Der Kern liegt stets der Zellenmembran dicht an und zwar (wie Durchschnitte erhärteter Tuben lehren) demjenigen Theile derselben, welcher, am meisten peripherisch gelegen, die Tunica propria berührt. Der Zellinhalt selbst ist jetzt ganz hyalin und blass, er enthält jedoch meist zerstreute glänzende Körnchen, deren Identität mit den Körnchen der Colloidkugeln wahrscheinlich ist.

Am merkwürdigsten ist das Verhalten der sehr deutlichen Zellmembran; dieselbe ist (wenn nicht an allen, so doch an der grossen Mehrzahl der Zellen) nicht geschlossen, sondern zeigt eine grosse, runde, scharfrandige Oeffnung. Wendet die Zelle diese Oeffnung nach oben, so erscheint ihr Rand als eine kreisförmige, der Peripherie der Zelle concentrische Linie; ist die Oeffnung dagegen mehr zur Seite gewandt, so zeigt sie natürlich eine längliche ovale Gestalt und wird in der Profilansicht einer dünnen Convexlinse in ihren Umrissen ähnlich. Niemals erscheint die Zelle an der Stelle der Oeffnung zu einem Halse ausgezogen. Dass das Ostium dem Drüsenkanal zugewandt ist, geht theils aus seiner dem Kern (bei Profilansicht der Zelle) entgegengesetzten Lage hervor, theils daraus, dass man an Querschnitten der Drüsenschläuche an erhärteten Präparaten öfters die Zellen sich direkt in den Centralcanal öffnen sieht.

Es kann hiernach keinem Zweifel unterliegen, dass wir die Drüsenzellen der Tube den Becherzellen zuzuzählen haben und wir haben hier somit einen Beleg dafür, dass, wofür bisher noch kein Beispiel bekannt ist, Drüsen ganz aus Becherzellen zusammengesetzt sein können. Unter den von F. E. Schulze (l. c.) aus den verschiedensten Organen sorgfältig beschriebenen und abgebildeten Becherzellen dürften die meiste Analogie mit unseren Zellen die aus der Epidermis von Fischen und Amphibien von ihm dargestellten darbieten (vgl. seine Tafel VI Fig. 4, 5, 6; Taf. VII Fig. 7; Taf. VIII Fig. 8 u. a.). Aus der Anwesenheit einer Oeffnung in der Zellmembran erklärt sich nun auch eine auffallende Erscheinung, dass nämlich beim Aufquellen der Eileiter der Durchmesser der eizelnen Zellen durchaus nicht in entsprechender Weise zuzunehmen scheint; so fand ich in einer Tube die Zellen frisch in Humor aqueus von durchschnittlich 0,03 bis 0,045, nach dem Quellen von 0,045 bis 0,06 Mm. Durchmesser. Jedenfalls entleert sich sofort bei der Aufquellung

ein Theil des Inhalts durch das offene Stoma, was sich bisweilen direkt durch die Anwesenheit einer aus dem letzteren hervorragenden wasserhellen Masse nachweisen lässt.

Ich brauche nicht zu bemerken, dass wir in dem geschilderten Drüsenapparat (und wahrscheinlich auch in den Becherzellen der Oberfläche der Schleimhaut, in welcher ich im frischen Zustande gleichfalls bisweilen die beschriebenen Colloidkugeln erkannt zu haben glaube) die Quelle für die Gallerthülle zu suchen haben, mit welcher sich die Froscheier bei ihrem Durchgange durch die Tuben bekleiden. In einem Falle, wo ich in denselben noch einige zurückgebliebene Eier antraf, konnte ich die Zusammensetzung derselben aus den colloiden kugligen Körperchen noch constatiren, jedoch schon in dem untersten erweiterten drüsenlosen Theile der Eileiter, wo die Eier vor der Ausstossung längere Zeit verweilen, waren dieselben nicht mehr vorhanden, die Gallerte wird hier durch eine ganz homogene Masse gebildet [1]).

In Betreff der Rückbildung, welche die Eileiter nach der Laichzeit erfahren, hat Böttcher (l. c.) bereits bemerkt, dass es sich dabei wesentlich um einen fettigen Degenerationsprocess handelt, welcher in den Drüsenzellen eintritt. Dieselben schrumpfen dabei zu rundlichen oder unregelmässig eckigen, den bekannten Fettkörnchenzellen ähnlichen Gebilden von durchschnittlich 0,016 Mm. Durchmesser zusammen, in deren Innerem man neben dem Kern häufig noch einen hellen, vacuolenartigen Raum findet. Ich muss jedoch hinzufügen, dass auch die Becherzellen zwischen den Flimmerepithelien an dieser Veränderung Theil nehmen, in ihrem Fundus sowie in dem mit demselben zusammenhängenden Fortsatze treten gleichfalls Fetttröpfchen auf, welche sich gegen den oberen, hell bleibenden Theil der Zelle durch eine nach oben concave Bogenlinie abgrenzen. Das Flimmerepithel selbst dagegen bleibt intakt.

---

1) Remak (Unters. über die Entwicklung d. Wirbelthiere p. 128) bemerkte an der äusseren Hülle der frisch gelegten Froscheier nach Härtung in einer Kupfervitriolmischung ein »netzförmiges Gefüge«, das er nicht zu deuten wusste. Vielleicht hängt dasselbe mit der angegebenen Entstehung derselben aus einzelnen Kügelchen zusammen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Fig. 1. Flimmerepithel des Leberrandes vom Frosch — frisch in Humor aqueus.

Fig. 2. Dasselbe von Triton cristatus.

Fig. 3. Flächenansicht isolirter Flimmerepithelien von der Leberoberfläche des Frosches aus Müller'scher Flüssigkeit.

Fig. 4. Silberpräparat des Flimmerepithels der Bauchhöhle mit eingelagerten grösseren flimmerlosen Zellen — Frosch.

Fig. 5. Silberpräparat ebendaher, einzelne Flimmerzellen zwischen flimmerlosen Zellen eingeschaltet.

Fig. 5 A. Fingirtes Präparat, welches der Voraussetzung entsprechen würde, dass die Flimmerzellen den flimmerlosen Epithelien aufgelagert wären.

Fig. 6. Silberpräparat des Tubenepithels, vom Frosche a a Flimmerstreifen, den Längsfalten der Tubenschleimhaut entsprechend, b flimmerloser Streifen aus der Rinne zwischen den Falten, c, c 2 Drüsenostien, d, d, d Stomata der zwischen den Flimmerzellen vorhandenen Becherzellen.

Fig. 7. Profilansicht des Tubenepithels des Frosches aus Müllerscher Flüssigkeit, a, a die Flimmerzellen, b, b b die dazwischen befindlichen Becherzellen, welche theils geschlossen sind, theils sich zwischen den Flimmerzellen an der Oberfläche der Schleimhaut öffnen.

Fig. 8. Isolirte Becherzellen ebendaher mit langen theils fadenförmigen, theils röhrenförmigen hohlen Fortsätzen, welche Kerne einschliessen.

Fig. 9. Colloidkügelchen aus dem Drüsenepithel der Tuben — frisch in Humor aqueus.

Fig. 10. Drüsenepithelzelle der Tube, die Colloidkügelchen dicht zusammengepresst, ihre Contouren undeutlich, in der Mitte eine helle Stelle dem Zellkern entsprechend — frisch in Humor aqueus.

Fig. 11. a, b, c die Drüsenzellen aus Müller'scher Flüssigkeit, das weite kreisrunde Stoma (theils von oben theils seitlich sich darstellend) sowie der Kern deutlich sichtbar, die Colloidkügelchen zerstört.

Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse.

Von

Dr. Victor v. Mihalkovics,

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Strassburg.

(Hierzu Tafel XXI.)

Hinsichtlich der ersten Anlage der Augenlinse finden wir in der Literatur zwei sich gegenüber stehende Ansichten vertreten: nach der Einen soll sich die Linse bei manchen Wirbelthieren aus einer etwas verdickten Delle des äussern Keimblattes, die sich dann von Letzterem in Gestalt einer Hohlkugel abschnürt, bilden (Huschke, Vogt, Remak, Babuchin, Lieberkühn, Kessler), während die zweite Ansicht angiebt, das Linsenbläschen entstehe aus einer Verdickung des äusseren Keimblattes, in der später eine Spaltung oder Aufhellung der centralen Zellen eintritt (Ammon, Barkan, Schenk, Götte, J. Arnold). Für das Hühnchen ist man so ziemlich einig, dass der Modus der Entwicklung nach der erst geschilderten Art geschieht, hingegen wird noch neuerdings für die Batrachier von Götte[1]) und für den Rindsembryo von J. Arnold[2]) das letztere angegeben. Eigenthümlicher Weise wird für andere Säugethiere z. B. Mäuseembryonen, von Kessler[3]) die Bildung in Form eines abgeschnürten Bläschens beschrieben.

1) Götte, Kurze Mittheilungen aus der Entwicklungsgeschichte der Unke. Archiv f. mikroskop. Anat. IX. Bd. 1873.

2) Graefe und Saemisch, Handbuch der Augenheilkunde, Leipzig 1874. Artikel Linse von J. Arnold. Ferner: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges von J. Arnold. Heidelberg 1874.

3) Kessler, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges am Hühnchen und Triton. Dorpat, Dissert. 1871.

Ich erspare mir eine genauere Anführung der verschiedenen Ansichten bezüglich der Vögel und Säugethiere, da diese bei dem letzten Bearbeiter dieses Gegenstandes, J. Arnold, sehr sorgsam zusammengestellt sind, und werde hier nur auf jene Angaben näher eingehen, welche Letzterer anführt, weil sie mich zur Veröffentlichung nachstehender Zeilen veranlassten.

J. Arnold stellte seine Untersuchungen an Rindsembryonen an und behauptet, die erste Anlage der Linse bestehe in einer soliden Wucherung des äusseren Keimblattes, entsprechend der Ausdehnung der primären Augenblase. Diese Wucherung lasse zu einer gewissen Zeit (Embryonen von 9 Mm. Länge) drei Schichten erkennen: eine innere quergestreifte, eine äussere längsgestreifte und eine mittlere körnige. Die Zellen der letzteren hellen sich dann auf, schmelzen ein und so entstehe das Linsenbläschen. An gleicher Stelle gibt aber J. Arnold zu, dass er diese Beobachtung nur für Rindsembryonen aufrecht erhalte, dass dagegen bei anderen Säugern vielleicht eine andere Art der Entwicklung stattfinden möge, nämlich die der Einstülpung, wie sie Kessler für Mäuseembryonen schon beschrieben hat, über die aber von anderen Säugethieren keine eingehenderen Angaben vorliegen.

Ich bin in der Lage diesen Befunden einige weitere Details hinzufügen zu können und zwar nach Durchmusterung successiver Schnitte von Köpfen vieler Kaninchenembryonen von den jüngsten Entwicklungsstadien an aufwärts, die ich Behufs Untersuchungen über Gehirnentwicklung angefertigt habe, und deren Resultate demnächst publicirt werden sollen. Ich beschreibe meine Beobachtungen über Linsenentwicklung hier besonders deshalb, weil sie mich auf's klarste überzeugt haben, dass die Bildung der Linse auch bei Säugethieren nach der Art der Einstülpung geschieht, wenn auch in Etwas modificirter Weise; und dass bei der weiteren Bildung nur die active Schicht Götte's (das Sinnesblatt Striker's) betheiligt ist, während die passive Schicht (Hornblatt, Stricker) eine eigenthümliche Wucherung am Grunde des Linsengrübchens eingeht, die aber für die weitere Bildung der Linse ohne Bedeutung ist, indem ihre Zellen zerfallen und zu Grunde gehen. Diese Angaben werde ich durch Erläuterungen nach den beigefügten Abbildungen einiger Präparate auf Taf. XXI zu erweisen suchen.

Fig. 1. zeigt uns einen Horizontalschnitt durch das Zwischen- und Vorderhirnbläschen eines 7 Mm. langen Kaninchenembryo's.

Gleich hinter dem Vorderhirnbläschen (Hemisphärenbläschen, das zu dieser Zeit einfach ist, weil die Bildung der Sichel noch nicht begonnen hat), folgt nach einer Einschnürung der unterste Theil des Zwischenhirnbläschens (Region des 3. Ventrikels); von dessen vordersten Theile führt der 0,1 Mm. weite Opticusstiel in die secundäre Augenblase, deren Retinalblatt bereits verdickt ist (0,05 Mm.). Ihr gegenüber liegt das flache Linsengrübchen, bestehend aus zwei Schichten, einer tieferen 0,04 Mm. dicken radiär gestreiften, und einer äusseren 3 μ messenden, die aus 1—2 Lagen platten Zellen zusammengesetzt ist. Am Rande des Grübchens gehen beide Schichten in die entsprechenden dünneren Lagen des Hautsystems über.

Dieses Präparat zeigt also deutlich, dass die erste Anlage der Linse in einer Einstülpung von Seite des äusseren Keimblatts besteht. Zugleich soll hier zu Gunsten der Angaben Sernoff's, Lieberkühn's und J. Arnold's gegen Kessler bemerkt sein, dass zwischen Linsenanlage und secundärer Augenblase eine dünne Lage des mittleren Keimblattes liegt, die später mit der Linse in die sekundäre Augenblase eingestülpt und zur Anlage der Linsenkapsel und des Glaskörpers wird.

Fig. 2 ist nach einem Schnitte durch den Kopf eines 9 Mm. langen Kaninchenembryo's gezeichnet, wo der Schnitt zwischen der frontalen und horizontalen Richtung geführt wurde. Die sekundäre Augenblase besitzt die bekannte handschuhfingerartige Form, deren kurzer Stiel an der Basis des Zwischenhirns mündet. Die untere Wand des Opticusstieles geht direkt in das Retinalblatt über die obere in das Pigmentblatt; eine eigentliche Choroidealspalte (Retinalspalte) ist noch nicht vorhanden. (Das Präparat entspricht in letzterer Hinsicht dem Schema Fig. 1A auf Taf. I von einem zwei Tage bebrüteten Hühnchen bei Lieberkühn[1]). Das Linsengrübchen ist tiefer, das Epithel des Sinnesblattes dicker (0,05 Mm.) geworden, die Ränder des Grübchens beginnen sich gegenseitig zuzuneigen. An dem Präparate ist gut zu sehen, dass die aktive Schicht des äusseren Blattes, sich am Rande des Linsengrübchens verdickend, ohne Unterbrechung in die verstärkte radiär gestreifte tiefe Schicht der Linsenanlage übergeht, während die hellen platten Zellen der passiven Schicht sich bis an den Grund

1) Das Auge des Wirbelthierembryo. Cassel 1872.

des Grübchens fortsetzen, wo sie zu einem kleinen Häufchen von 0,05 Mm. Höhe zusammengeballt sind. Zwischen Linsenanlage und Retinalblatt der secundären Augenblase sieht man die eingestülpten spindelartigen Zellen mit dem Gewebe der Kopfplatten in direktem Zusammenhang. Unten, der zukünftigen Retinalspalte entsprechend, ist dieses Gewebe stärker und enthält ziemlich weite Gefässe, die eine Strecke in den Glaskörperraum aufwärts ziehen. Aehnliche, verhältnissmässig weite Gefässe sind überall längs der äusseren Oberfläche des Gehirns und Pigmentblattes der sekundären Augenblase zu sehen, was auf einen sehr frühen regen Stoffwechsel dieser Gebilde hinweist. Im weiteren Lauf der Entwicklung nimmt dieser Gefässreichthum noch zu, ich wollte hier nur darauf aufmerksam machen (wie es auch von Lieberkühn und J. Arnold angegeben wird), dass diese Gebilde schon sehr früh mit einem äusserst starken Gefässnetz belegt sind[1]).

Was aus den angesammelten Zellen der Hornschicht am Grunde der Linseneinstülpung wird, zeigt uns der Durchschnitt durch das Auge eines 12 Mm. langen Kaninchenembryo's (Fig. 3). Hier hat sich die Linse schon vollständig abgeschnürt und zeigt eine unregelmässig kuglige Form, deren 0,05 Mm. dicke Wandschicht aus

---

1) Eigenthümlicher Weise bildet sich das Pigment im äusseren Blatte der secundären Augenblase nicht in nächster Nähe des Gefässnetzes zuerst, wie ich dies bei dem in Fig. 3 abgebildeten 12 Mm. langen Kaninchenembryo (auch bei einem ebenso grossen Katzenembryo und Lachsembryonen von 30—34. Entwicklungstage) sehe, sondern im entgegengesetzten Theil der kubischen (bei Lachsembryonen mehr platten) Zellen des Pigmentbtattes, also in jenem Theil, der dem Retinalblatt der sekundären Augenblase unmittelbar anliegt. Hier sind die Zellen schon mit Pigmentkörnchen angefüllt, während der äussere, den Gefässen zugewendete Theil noch kein Pigment enthält. Diess scheint mir beweisend dafür, dass das Pigment in den Zellen des Pigmentblattes selbst gebildet wird, dass also die Zellen des äusseren Blattes der sekundären Augenblase direkt zum Pigmentepithel der Retina umgewandelt werden, und dieses Letztere nicht an Stelle des äusseren Blattes tritt, wie es J. Arnold in seinem schon öfters citirten Werke (p. 57) vermuthungsweise angiebt. Während der Vergrösserung der Augenblase werden dann die kubischen Zellen mehr und mehr platt und das Protoplasma, was sie früher in der Höhe besassen, wird in die Breite ausgezogen. Bei Lachsembryonen (Salmo salar) ist es interessant zu sehen, wie die pigmenthaltigen Protoplasmafortsätze zwischen die Cylinderzellen der äusseren Lagen des Retinalblattes hineinwuchern.

mehreren Lagen radiär gestellter cylindrischer Zellen besteht, während das Centrum von 3—4 μ grossen rundlichen, etwas dunkeln Zellen eingenommen wird. Letztere sind die am Grunde des Linsengrübchens angesammelten Zellen der Hornschicht (passiven Schicht) von früherher, sie sind also etwas gequollen und dunkelgekörnt geworden und füllen die Linsenhöhle fast vollständig aus, nur hie und da spärliche Zwischenräume frei lassend.

Welche Bedeutung diese, schon von Ritter gesehenen Zellen bei der Linsenbildung spielen, ist unschwer einzusehen. Ich glaube, sie dienen als Modell, als Ausfüllungsmasse, um die sich die aktive Schicht des oberen Keimblattes zu einer Kugel formt. Freilich muss ich anderseits die Antwort schuldig bleiben, warum die Zellen der Hornschicht gerade am Boden des Linsengrübchens proliferiren, denn die Verdickung der activen Schicht geht doch nicht überall mit einer Wucherung der passiven Schicht einher, und warum nicht dasselbe auch bei Vogelembryonen geschieht (s. unten).

Darüber was weiterhin mit diesen Zellen vorgeht (Ritter, liess aus ihnen die Linsenfasern entstehen), zeigen mir meine Präparate am Kaninchenembryo genau dasselbe, was J. Arnold beim Rindsembryo beschreibt: sie hellen sich auf, ihre Kerne gehen zu Grunde und sie zerfallen bei der bald folgenden Verdickung der hinteren Linsenwand. Sie spielen also bei der Linsenbildung nur eine transitorische Rolle und haben keine weitere Bedeutung.

Auch die Entwicklung der Linsenfasern und der am hinteren Pole der Linse vorhandenen, mit hellen kugligen Gebilden gefüllten Räume fand ich genau so, wie es J. Arnold beschreibt, darum halte ich es für überflüssig, weitere Beschreibung und Abbildungen zu geben und verweise auf das dort Angeführte.

Als Resultate dieser kurzen Erörterung möchte ich also erstens anführen, dass die Linsenfasern und das Linsenepithel umgewandelte cylindrische Zellen des Sinnesblattes sind, folglich an der Zusammensetzung der ausgebildeten Linse keinerlei Elemente der gewesenen Hornschicht mehr betheiligt sind. Als zweiten Punkt muss ich den Satz aufstellen, dass die Linsenbildung beim Kaninchenembryo in Form einer Einsenkung des äusseren Keimblattes und Abschnürung zu einem mit Zellen gefüllten Bläschen geschieht.

Wie verhält sich aber dieser Befund mit der Angabe J. Arnold's von einer soliden Wucherung? Darüber gaben mir Schnitte vom Kopfe eines 11 Mm. langen Rindsembryo folgenden Aufschluss:

Die Linsenbildung war hier gerade in demselben Stadium begriffen, wie es bei meiner Fig. 2 der Fall ist. Die Linse bestand aus einer halbkugelförmigen Einsenkung des Sinnesblattes, deren Vertiefung von den gewucherten Zellen des Hornblattes ganz ausgefüllt war. Der einzige Unterschied bestand darin, dass beim Rindsembryo die Hornzellen das Linsengrübchen nicht nur ausfüllen, sondern sogar etwas darüber hinaus prominirten. An Schnitten, die die Peripherie der Linsenanlage trafen, schien es, als wenn eine solide Wucherung vorhanden wäre, indem die oberen Zelllagen des Sinnesblattes quer getroffen waren und für eine körnige Masse imponirten. Schnitte von der Mitte der Linsenanlage zeigten aber klar, dass die Angabe J. Arnold's von der soliden Wucherung nicht in dem Sinne zu nehmen ist, wie er es angiebt, d. h. dass hier 3 Schichten vorhanden wären: eine innere quergestreifte, eine äussere längsgestreifte und mittlere körnige, wo dann durch Aufhellung der Letzteren das Linsenbläschen entstünde, denn diese Angabe giebt keine genügende Erklärung davon, wie die aus cylindrischen Zellen bestehende Aussenwand des Linsenbläschens entsteht, die gerade so beschaffen ist, wie die dem Retinalblatt zugekehrte Hälfte, indem sie doch nicht aus den platten lichten oder gekörnten (den Hornzellen) entstehen kann, die nach J. Arnold selbst nur zum Zugrundegehen bestimmt sind. Ich finde also für die Linsenbildung der Säugethiere den einfachen Ausdruck der soliden Wucherung nicht correct genug, denn es entsteht von Seite des Sinnesblattes eine vollständige Einsenkung und Abschnürung in Form einer Kugel, die von der Bildung des Linsenbläschens bei Vögeln durchaus nicht verschieden ist, nur geht bei Säugern Hand in Hand mit der Einsenkung eine Wucherung der Hornzellen in der Linsengrube vor sich, die den Innenraum der Kugel mehr (bei Rindsembryonen z. B.) oder weniger (bei Kaninchenembryonen) ausfüllt. Nur auf diese Art ist es erklärlich, dass ein Bläschen zu Stande kommt, dessen äussere Hälfte aus denselben Elementen besteht und denselben Ursprung hat, wie die innere [1]).

---

1) Lieberkühn (o. c.) scheint der eigentliche Modus der Linsenentwicklung bei Säugethieren darum entgangen zu sein, weil er keine Objecte von passender Grösse an Schnitten untersuchte. In Fig. 27 (Schaafembryo von

Schliesslich möchte ich noch Einiges über die erste Anlage der Krystalllinse bei Vögeln und Fischen berichten. Von Batrachiern besitze ich keine Erfahrungen.

Dass die Anlage der Linse bei Vögeln in einem sich vom Epiblast abschnürenden hohlen Bläschen besteht, wie das zuerst von Huschke beim Hühnchen gesehen wurde [1]), darüber sind jetzt alle Autoren so ziemlich einig. Auch ich konnte hier keine derartige Wucherung der Hornzellen am Grunde des Linsenbläschens wahrnehmen, wie bei Säugethierembryonen, überzeugte mich aber, dass die eigentliche Wand des Linsenbläschens auch hier nur vom verdickten Sinnesblatte gebildet wird, während die platten Hornzellen zwar mit eingestülpt werden, aber zu keinem soliden Zapfen heranwuchern, sondern angequollen in 1—2 Lagen einige Zeit lang an der Innenwand des abgeschnürten Bläschens zn sehen sind. Im Uebrigen ist das Innere der Hohlkugel von Flüssigkeit erfüllt. Beim Beginn der Linsenfaserbildung zerfallen diese Zellen in kleine Kügelchen und gehen schliesslich zu Grunde. Für den Vogel passt also die herkömmliche Beschreibung, die Linsenanlage bestehe in einer hohlkugelartigen Abschnürung vom Epiblast, treffend zu.

Anders ist es bei den Fischen. Hier besteht die Linsenanlage aus einem soliden Zapfen. Die Angaben der Autoren stimmen aber darin nicht überein. So hat diess z. B. C. Vogt bei Coregonus Palaea (Cuv.) ganz übersehen [2]), denn er beschreibt die Linsenbildung gerade so, wie sie beim Hühnchen von Huschke gesehen wurde. — Schenk meint [3]), das Linsengrübchen sei bei Fischen nahezu verschwindend klein, so dass man zuweilen statt eines Grübchens eine Zellenmasse findet, die nur aus den tieferen Zelllagen des äusseren Keimblattes besteht, während die oberflächlichste einzellige Schicht unverändert vor der Linsengrube vorüberzieht, ohne sich an der Bildung dieses Organes zu betheiligen. Während der späteren Bildung hat Schenk in den Linsenfasern eine Kernzone nie wahrnehmen können. — Oellacher giebt von

6 Mm. Länge) ist noch gar keine Linsenanlage da, während Fig. 28 (Maulwurfembryo von 5 Mm. Länge) die Linsenanlage schon als vollkommen abgeschnürte Blase zeigt.

1) Meckel's Archiv 1832. p. 3.

2) Embryologie des Salmones. 1842. p. 76.

3) Lehrbuch der vergleichenden Embryologie 1874. p. 45.

der Bachforelle an [1]), dass die Linse am 31. Entwicklungstage aus dem Sinnesblatte zuerst als eine nach aussen concave, nach innen convexe, dann halbkugelige, endlich kugelige Wucherung entsteht, die eine Zeit lang noch durch einen Stiel mit dem Sinnesblatt zusammenhängt.

Ich untersuchte auf diesen Gegenstand Lachsembryonen (Salmo salar), und fand, dass die Linsenbildung hier nach derselben Art vor sich geht, wie bei den Säugethieren. Es bildet sich nämlich gegen den 22.—24. Entwicklungstag eine flache Delle, bestehend aus den beiden Zelllagen des Epiblasts, dann biegt sich das Sinnesblatt gegen den 24.—26. Tag in Form einer conischen Einstülpung gegen die primäre Augenblase, und enthält im Centrum einen schmalen Zapfen von Hornzellen, der noch eine Zeit lang mit der Hornschicht des Epiblast's in Verbindung steht. Durch Vereinigung der Ränder schnürt sich die solide Linsenanlage ab und birgt so in ihrem Innern die platten Zellen der Hornschicht. Letztere vergrössern sich dann zu schönen kernhaltigen Zellen, die das solide Centrum der Fischlinse bilden. Während sich fernerhin die schlanken Zellen der Aussenwand zu einem niederen Cylinderepithel umformen, wachsen jene der hintern Wand zu den Linsenfasern aus, indem sie sich in mehreren Lagen concentrisch schichten, und die grossen kernhaltigen Zellen der Hornschicht so zu sagen umschachteln. Letztere fand ich auch noch am 46. Entwicklungstage im Centrum der Linse wohl conservirt.

Aus dem Erörterten ist zu sehen, dass die Linsenanlage auch bei Fischen in einer Einstülpung von Seite des Sinnesblattes besteht, deren Lumen von den hineingewucherten Zellen der Hornschicht ausgefüllt wird. Im Wesen ist der Vorgang mit jenem bei Säugethieren vorkommenden gleich, die Linsenfasern entstehen auch hier nur aus den Zellen des Sinnesblattes.

Zur Erhaltung schöner Präparate und Wahrung der natürlichen Lagerungsverhältnisse verfahre ich folgendermassen: Die auf einen Tag in $^{1}/_{5}$—$^{1}/_{6}$ $^{0}/_{0}$ger Chromsäure-, nachher einige Wochen in

1) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Leipzig 1872. III.—V. Cptl. p. 81.

Müller'scher Lösung erhärteten Embryonen werden in toto mit Thiersch'schem Karmin gefärbt, und dann auf 24—48 Stunden in Alkohol gelegt. Jetzt bringt man sie auf einige Minuten in destillirtes Wasser (damit der Alkohol entzogen werde, sonst schrumpft der Kopf im Leim zu sehr), dann in Leimglycerin (1 Th. Gelatine, 1 Th. Glycerin), der in lauem Wasserbade ½—1 Stunde flüssig erhalten wird, bis der Leim in die Hohlräume eingedrungen ist. Nachdem diess geschehen, wird in ein in Alkohol erhärtetes Leberstückchen ein Loch geschnitten, Leim hineingegossen und der Kopf des Embryo in passender Lage hineingelegt. Nach dem Erstarren bringt man das ganze Stück auf 2—3 Tage in starken Alkohol, bis der Leimglycerin hart geworden, und schneidet dann mit einer scharfen Klinge. Die Schnitte werden sammt dem anhaftenden Leim in Glycerin gelegt, worin sie bis zur vollständigen Aufhellung zu verweilen haben. Der anhaftende Leim schadet der Aufhellung und der Durchsichtigkeit des Präparates nicht und man hat den Vortheil, Alles in der natürlichen Lage erhalten zu finden. Bei geübter Anwendung dieser Methode überzeugt man sich unter anderm z. B., dass die primäre Augenblase nach aussen zu gleich von Anfang an eine gewölbte Oberfläche hat, und keine derartig eingebuchtete, wie sie J. Arnold auf Fig. 1 von einem 6 Mm. langen Rindsembryo angiebt, ferner, dass sich die Wände hohler Gebilde durch Schrumpfung nicht aneinander legen, wie es daselbst bei Fig. 2 am Augenblasenstiel offenbar geschehen sein muss, denn bei dem älteren Embryo von Fig. 3 ist der Stiel noch weit offen.

Für ganz kleine Embryonen, z. B. Hühnchen vom 1.—2. Bebrütungstag, fand ich das Einbetten in Wachsölgemisch, nach vorheriger Aufhellung in Terpentinöl, für besser. Als Schneideflüssigkeit bediene man sich da des Terpentinöls, beim Leimglycerin des Alkohols.

Strassburg i. E., Mitte Dezember 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXI.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch den Kopf eines 7 Mm. langen Kaninchenembryo's. Hartnack Oc. 3. Obj. 4. Zeigt die verdickte Linsendelle, die aus zwei Schichten, einer tiefen cylindrischen und einer oberflächlichen, aus platten Zellen bestehenden, zusammengesetzt ist. Zwischen Linsenanlage und sekundärer Augenblase liegt eine dünne Schicht des mittleren Blattes.

Fig. 2. Fronto-Horizontalschnitt durch das Auge eines 9 Mm. langen Kaninchenembryo's. Hartnack Oc. 3. Obj. 4. Das Linsengrübchen hat sich vertieft und an dessen Grunde ein Ballen von Hornzellen angehäuft. Die spindelartigen Zellen im Glaskörperraum stehen in unmittelbarer Verbindung mit jenen der Kopfplatten. Von da ziehen viele Gefässe in den Glaskörperraum hinein. Das Pigmentblatt der Augenblase ist bedeckt von einem Gefässnetz.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch das Auge eines 12 Mm. langen Kaninchenembryo's. Hartnack Oc. 3. Obj. 4. Die Wand des abgeschnürten Linsenbläschens besteht aus mehreren Lagen cylindrischer Zellen. Im Inneren enthält es die aufgequollenen Zellen der Hornschicht. Das Pigmentblatt der secundären Augenblase ist umgeben von einem starken Gefässnetz, das an der Umschlagstelle ununterbrochen in den Glaskörperraum hineinzieht. Der dem Retinalblatt zugewendete Theil der Zellen enthält schon schwarzes Pigment, während der grössere äussere Theil noch pigmentfrei ist.

Wirbelsaite und Hirnanhang.

Von

Dr. **Victor v. Mihalkovics,**

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut in Strassburg.

Hierzu Taf. XXII.

Wenn ich zwei, in ihrem Bau von einander derartig abweichende Organe, wie Wirbelsaite und Hirnanhang, in derselben Abhandlung bespreche, so geschieht diess wesentlich aus zwei Gründen. Erstens zeigen Präparate über das Eine auch die Verhältnisse des Anderen, die nothwendigen Abbildungen können also zu beiden verwendet werden. Der zweite wichtigere Grund ist aber der, dass das Ende der Wirbelsaite von mehreren Autoren in genetischen Zusammenhang mit der Hypophyse gebracht wurde, indem die Einen meinten, der Hirnanhang entwickle sich ganz (Reichert, His) oder wenigstens theilweise (Dursy) aus dem vordersten Ende der Chorda dorsalis, während Andere der Wirbelsaite bei der Bildung des Hypophysensäckchens nur eine mechanische Rolle zuschrieben (W. Müller). Wollte ich mich also über die Wahrheit einer dieser Angaben überzeugen, so mussten Hirnanhang und Kopftheil der Chorda dorsalis zusammen untersucht werden. Dabei stellte sich sehr bald heraus, dass der Hirnanhang eine ganz andere Ursprungsstätte hat, als diess bisher, ausser von zwei Autoren (A. Goette und Balfour), allgemein angegeben wurde, dass nämlich das Epithel der Drüsenschläuche nicht von dem unteren, sondern von dem oberen Keimblatt abstammt. Nun entschloss ich mich, die Entwicklung des Hirnanhanges bei höheren Wirbelthieren, besonders

bei Säugern (Kaninchenembryonen), deren ganz junge Exemplare mir reichlich zu Gebote standen, von den ersten Anfängen bis zum endgültigen Abschluss durchzuarbeiten. Da ich bei Säugethieren Einiges, in W. Müller's sorgsamer Arbeit nicht Erwähntes fand (formelle Umwandlungen des Hypophysensäckchens), und auch wenig Abbildungen über diese Klasse der Wirbelthiere von ihm angeführt werden, so glaube ich durch die Veröffentlichung nachstehender Untersuchungen zur Kenntniss der Hypophysenentwicklung auch etwas beigetragen zu haben. Ich versuchte dabei den etwas verwickelten Vorgang womöglich kurz, immer mit Zuhilfenahme naturgetreuer Abbildungen, zu geben, damit nicht durch die vielen Wiederholungen, wie sie W. Müller von kaum in der Entwicklung verschiedenen Embryonen gibt, die Uebersichtlichkeit des Ganzen leide.

Ueber die frühesten Verhältnisse der Wirbelsaite am Schädelgrunde bei Säugethieren besitzen wir von Dursy nur ungenügende Angaben. Die jüngsten Embryonen, die er untersuchte, waren 12 und 15 Mm. lange Rindsembryonen. Doch sind bei diesen die Verhältnisse am Schädelgrunde im Vergleich zur primitivsten Form schon verändert. Da mir viel jüngere Säugethierembryonen zu Gebote standen, so ist es erklärlich, dass ich hinsichtlich der Uranlage des Spheno-ethmoidaltheils des Schädels mit ihm nicht einverstanden bin. Ein knopfförmiges Ende der Wirbelsaite fand ich auch nicht. Endlich sind in der bisherigen Litteratur über die successiven Umwandlungen der Chorda am Schädelgrunde keine Abbildungen vorhanden, so dass ich auch in dieser Hinsicht eine Lücke auszufüllen hoffe. Ob sich meine Vermuthung hinsichtlich des epithelialen Ursprungs der Wirbelsaite bestätigen wird, müssten Untersuchungen über deren Entwicklung bei niederen Thieren, vielleicht Ascidien, aufklären.

Hirnanhang und Kopftheil der Wirbelsaite sind eingebettet in den Schädelgrund. Der Verständlichkeit halber war ich gezwungen, manches über die erste Anlage des Schädelgrundes anzuführen, doch habe ich mich in dieser Hinsicht nur auf das Nothwendigste beschränkt.

1. Abstammung der Chordazellen.

Die Wirbelsaite entwickelt sich an der Stelle des Axenstranges, und zwar wie es angegeben wird, aus Elementen des mittleren Keimblattes.

Mehrere Gründe bewegen mich in der Wirbelsaite ein Epithel-

gebilde zu vermuthen, dessen Elemente möglicherweise durch Vermittlung des Axenstranges von dem äusseren Keimblatte abstammen. Diess lässt sich zwar ebenso wenig strenge beweisen, wie die Herkunft des Keimepithels aus dem äusseren Keimblatte, doch die späteren Umwandlungen der Wirbelsaite sprechen zu Gunsten dieser Annahme. Auf jeden Fall steht das Gewebe der Chorda den Epithelgeweben näher, als dem Knorpel, dem es bisher zugereiht wurde. Ich fasse meine Gründe in Folgendem zusammen:

a) Die Wirbelsaite ist gleich bei ihrem ersten Auftreten durch scharfe Contouren von den Gebilden des mittleren Keimblattes getrennt; sie ist sogar durch zwei, mit Flüssigkeit gefüllte Spalten von den Urwirbelplatten geschieden. Nur äusseres (Epiblast) und unteres Keimblatt (Hypoblast) berühren sie. Diess ist jedenfalls auffallend, denn alle übrigen Organe des mittleren Keimblattes (Mesoblast) haben ihren Keim in den Urwirbelplatten oder gehen von den Gefässen und Blutanlagen (als Wanderzellen) aus. Auch während der späteren Entwicklung findet sich bei keinem Organe eine derartige scharfe Trennung der Anlage vom umliegenden Gewebe, wie hier, überall findet sich an der Peripherie des werdenden Khorpels oder Knochens ein allmähliger Uebergang, es finden sich an der Grenze anfangs Zellen, die weder zu einem, noch zu dem anderen gerechnet werden können. Warum die scharfe Grenze zwischen den Zellen der Chorda und den Zellen der Urwirbelplatten, warum ihre abweichende Gruppirung?

b) Die Zellen der Wirbelsaite mischen sich auch später nie mit den Zellen des Mesoblast's, im Gegentheil sie sondern sich von ihnen durch eine glashelle Scheide, durch eine Hülle, wie wir sie überall dort auftreten sehen, wo Epithel an Bindegewebe grenzt. Diese Hülle ahmt in all ihren Verhältnissen den Bau der Linsenkapsel oder der Grundmembran (basements membranes) nach.

c) Abkömmlinge des mittleren Keimblattes sind dadurch charakterisirt, dass sich zwischen ihren Zellen im Laufe der Entwicklung Intercellularsubstanzen ansammeln. Es muss auffallend sein, dass nichts Aehnliches bei der Chorda geschieht. Man findet nie die geringste Spur einer Zwischensubstanz zwischen den Zellen der Wirbelsaite. Dursy's Ansicht hinsichtlich der Absonderung einer hellen Intercellularflüssigkeit ist ganz verfehlt, wie wir im weiteren Laufe dieser Abhandlung sehen werden, auch ist sie von W. Müller längst widerlegt.

d) Die primitive Gestalt der Chordazellen ist Epithelien nicht unähnlich. Bei Vögeln sind sie anfangs cylindrisch und radiär gestellt, bei Säugethieren ganz klein, kubisch oder polygonal eng aneinander gelegen, und behalten diese Gestalt auch noch dann, wenn die übrigen Zellen des Mesoblast's bereits mit Fortsätzen versehen sind. Später vergrössern sich die Zellen, quellen auf und werden hell. Ich fasse diesen Prozess als eine Degeneration der Chordazellen, als Vacuolenbildungen im Protoplasma, die mit schleim- oder gallertartigen Massen gefüllt sind, auf. Derartige Umwandlungen kommen meist nur bei Epithelien vor. Epithelien sind im Stande, die sonderbarsten Formumwandlungen einzugehen, sie können sogar die Formen von Bindegewebszellen nachahmen, wie z. B. die Zellen des Schmelzorganes.

e) Die Chordazellen gehen dort, wo sie einem länger anhaltenden Drucke ausgesetzt sind, eine Veränderung ein, die der Verhornung von Epithelien nicht unähnlich ist, ihre Kerne verschwinden, sie selbst werden zu dünnen Schüppchen abgeplattet, die bei fortschreitendem Drucke durch Atrophie gänzlich zu Grunde gehen.

Die Zellen der Chorda fallen also gleich von Anfang an gesondert aus dem Axenstrange heraus, und mischen sich auch später nie mit den umwachsenden Gebilden des mittleren Blattes. Diese Gründe bewegen mich ihre Herkunft aus einem der epithelialen Keimblätter und zwar aus dem Epiblast durch Vermittlung des Axenstranges abzuleiten, wo wir seit den Untersuchungen von Waldeyer wissen, dass die Zellen des äusseren und mittleren Keimblattes miteinander gemischt sind. Ich glaube sie von der tieferen Lage des äusseren Blattes, von dem Sinnesblatt Strikers ableiten zu müssen, denn nur Zellen dieser Lage sind zu Formveränderungen und Umwandlungen fähig, wie wir diess von den übrigen Sinneszellen (auch der Linse) kennen.

Ich hatte diese Ansichten hinsichtlich des Ursprungs der Chordazellen schon lange zu Papier gebracht, als ich eine eben erschienene Abhandlung von Balfour über die Entwicklung der Selachier zu Händen bekam [1]). Darin findet sich die eigenthümliche Angabe, dass die Chorda aus dem Hypoblast entsteht. Da diese Abhandlung

1) A preliminary account of the development of the elasmobranch fishes. Quarterly Journal of microscop. Science, Oct. 1874.

Balfour's noch weniger bekannt sein dürfte, will ich das Hieherbezügliche davon entnehmen.

Balfour giebt an, dass beim Haifischkeim nach Ausbildung der drei Keimblätter ein Mesoblast in der Mittellinie des Embryonalschildes nicht vorhanden ist, dass sich also da das obere und untere Keimblatt berühren. Dieser Linie entlang entsteht dann an der oberen Fläche des Hypoblasts eine stabartige Verdickung und zwar am Kopfende zuerst und schreitet von hier nach hinten vor. Diese Verdickung ist die Anlage der Chorda dorsalis. Sie bleibt noch einige Zeit am Hypoblast hängen, trennt sich dann von ihr zuerst am Kopfende ab und die Trennung schreitet von da allmählig nach hinten vor. Dass diese Erhebung wirklich dem Hypoblast angehört und nicht etwa der von den übrigen Autoren beschriebene Axenstrang ist, davon hat sich Balfour an Osmiumsäurepräparaten überzeugt. Ein Axenstrang wurde vorgetäuscht durch Ankleben der weichen Hypoblastzellen an den Epiblast. — Zur Deutung dieses sonderbaren Factums giebt Balfour zwei Möglichkeiten an: a) Bei Selachiern spaltet sich der Mesoblast an beiden Seiten der Mittellinie in Form von zwei Platten aus einem anfangs gemeinsamen unteren Keimzellenstratum ab. Betrachtet man nun die stabartige Chordaverdickung auch als eine Abspaltung von diesem gemeinsamen Zellenstratum, welches auch die Hypoblastanlage in sich begreift, die nur etwas später vor sich geht, als die der beiden seitlichen Mesoblastblätter, dann kann man die Chorda auch bei den Selachiern als ein Mesoblastgebilde ansehen. Huxley, dem Balfour seine Präparate zeigte, hält diese Auffassung der Dinge für die richtige. — b) Die Chorda stammte bei unseren Ahnen in der That vom Hypoblast ab, wie die Selachier noch heute lehren, hat aber im Laufe der Vervollkommnung bei den höheren Vertebraten ihre Lage geändert, und ist ein Mesoblastgebilde geworden. Ray Lancaster, den Balfour auf den hypoblastischen Ursprung der Chorda aufmerksam machte, bemerkte, man könnte eine Parallele ziehen zwischen der Chorda und dem Endostyl der Tunicaten.

Aus diesen Angaben Balfour's ist zu ersehen, dass er bei Haifischembryonen an Stelle des Axenstrangs eine Zellanhäufung setzt, die vom Hypoblast abstammt. Selachierembryonen standen mir zur Zeit leider nicht zu Gebote, so dass ich zur Frage direkt nicht sprechen kann. An Hühnerembryonen, die ich mehrfach untersuchte, habe ich nie gesehen, dass der Axenstrang mit dem Hy-

poblast in irgend welcher Verbindung wäre. An der Stelle des Axenstranges bildet der Mesoblast mit dem Epiblast eine solide Masse, so dass man keine Grenze zwischen beiden wahrnehmen kann, dagegen ist der Axenstrang vom Hypoblast immer scharf geschieden und letzterer besteht überall nur aus einer platten Zelllage. Ich halte also meine Behauptung für höhere Wirbelthiere, dass die Chorda, — wenn überhaupt ein Epithelgebilde, dann durch Vermittlung des Axenstranges nur auf den Epiblast zurückzuführen ist, aufrecht.

Ich muss hier noch einer vermuthungsweise hingestellten Angabe von Gegenbaur hinsichtlich des Chordaursprungs gedenken. In seinem »Grundriss der vergleichenden Anatomie« [1]) heisst es: »Die erste Anlage der Chorda findet unmittelbar unter dem centralen Nervensysteme statt, und scheint wie dieses aus dem äusseren Keimblatte (Ectoderm) gesondert, welches also auch bei Wirbelthieren an der Bildung der Stützorgane betheiligt ist«. Meines Wissens hat Gegenbaur diese Ansicht nie an einer andern Stelle ausgesprochen und auch mit keinen weiteren Beweisen gestützt, so dass es mir unerklärlich ist, nach welchen Folgerungen er zu diesem Schlusse kommt.

2. Die ersten Lagerungsverhältnisse der Wirbelsaite.

Betrachten wir die ersten Lagerungsverhältnisse der Chorda nach der Abschnürung der Medullarröhre, so sehen wir sie nur mit Gebilden von epithelialer Herkunft in Verbindung: oben mit dem Grunde der Medullarröhre, unten mit dem Hypoblast. Rechts und links ist sie von den Urwirbeln und den primitiven Aorten durch zwei weite, mit heller Flüssigkeit gefüllte Spalten getrennt. Die Wirbelsaite steht also mit den Urwirbeln in gar keinem Zusammenhange.

Bei Säugethieren ist die Chorda verhältnissmässig viel schwächer, als bei Vögeln, ihre Zellen sind ganz klein (bei Kaninchenembryonen von 5 Mm. Länge, 4 μ Durchmesser), gegenseitig polygonal abgeplattet, mit Kernen versehen, ein Unterschied zwischen peripheren und centralen Zellen besteht nicht.

---

1) Pag. 430.

Bei Vögeln besteht die Chorda in den frühesten Stadien aussen aus länglichen, radienartig angeordneten cylindrischen Zellen, die sich mit Karmin stärker färben, und aus centralen, sich weniger färbenden, kleinen rundlichen Zellen. Diese eigenthümliche Anordnung bewog His [1]), den Querschnitt der Wirbelsaite mit dem Durchschnitt eines Drüsenausführungsganges zu vergleichen, doch erkannte schon W. Müller [2]), dass ein centraler Gang in der Wirbelsaite nicht existirt. Die Peripherie der äusseren Zellen besitzt lineare scharfe Contouren, was nicht etwa von einer umgebenden feinen Hülle abzuleiten ist, denn ähnliches findet sich an der Peripherie des Centralnervensystems.

Wir sehen also, dass die Wirbelsaite anfangs mit den Elementen des Mesoblasts in gar keinem Zusammenhange steht. Woher stammt nun das embryonale Bindegewebe, das später die Chorda umschliessend zum Aufbau der bleibenden Wirbel verwendet wird?

Durch Untersuchungen von His bei Vögeln, und W. Müller bei Batrachiern wissen wir, dass das, die Wirbelsaite umwachsende, embryonale Bindegewebe von der Adventitia der primitiven Aorten herstammt. Von da wandern die Zellen in Gestalt zweier dünner Zapfen gegen die Mittellinie und vereinigen sich zuerst an der Bauchseite der Chorda, den Zusammenhang derselben mit dem Drüsenblatt lösend. Wenn diess geschehen ist, umwachsen diese Zellen die Chorda auch an der Rückenseite, sich zwischen ihr und der Medullarröhre einschiebend. So kommt die Wirbelsaite in eine bindegewebige Scheide zu liegen, die zur Anlage der Wirbelkörper und Zwischenwirbelbänder wird.

Aehnlich ist der Vorgang am Kopftheil des Embryo, wo das zum Aufbau der Kopfwirbelkörper dienende embryonale Bindegewebe von der bindegewebigen Scheide der Wirbelarterien und deren unpaaren Fortsetzung, der a. basilaris, herstammt (W. Müller). Bevor diess vor sich geht, ist die Wirbelsaite von den Kopfplatten durch ähnliche, aber etwas schmälere Räume wie am Rumpfe von den Urwirbelplatten, getrennt. Mit der Ausbildung der aa. vertebrales umwächst das embryonale Bindegewebe die Chorda am Kopftheil ebenso, wie wir es am Rumpfe früher geschildert haben,

---

1) W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibs. Leipzig 1868. p. 118.

2) W. Müller, Ueber den Bau der Chorda dorsalis. Jena'sche Zeitschrift. Bd. VI. 3.

d. h. dasselbe schiebt sich zuerst zwischen Wirbelsaite und Darmdrüsenblatt, dann zwischen Wirbelsaite und Medullarröhre ein, bis es die Chorda gänzlich umhüllt.

Dieses embryonale Bindegewebe umwächst die Chorda am Kopftheil bis zu ihrem vordersten Ende, und selbst noch darüber hinaus. Einen länger sich erhaltenden Zusammenhang zwischen Ende der Wirbelsaite mit dem Darmdrüsenblatt und Vorderhirnbasis, wie es von Dursy[1]) und W. Müller (l. c.) beschrieben wurde, fand ich nicht.

3. Primitives vorderes Ende der Wirbelsaite.

Um den Einfluss des vorderen Endes der Wirbelsaite auf die Bildung des Hypophysensäckchens kennen zu lernen, musste ich vor Allem mit den ersten Lagerungsverhältnissen der Wirbelsaite am Schädelgrund ins Reine kommen, namentlich bestimmen, wie weit sich die Chorda am Kopf erstreckt, und wie sie vorn endet.

Zu diesem Zwecke verwendete ich Hühner- und Gänseembryonen. Namentlich letztere fand ich wegen der Grösse der Organe vortheilhafter. Die Embryonen wurden mit schwacher Ueberosmiumsäure ($^1/_{10}$ %) gefärbt, in Alkohol entwässert, dann mit Nelkenöl aufgehellt. Bei dieser Behandlung färbten sich die Zellen der Wirbelsaite bedeutend schwärzer, als die übrigen Gewebe, so dass man sie an der Basis der Medullarröhre ganz gut durchschimmern sah.

Nach zwei derartigen Präparaten sind Fig. 1 und 2 gezeichnet.

Fig. 1 zeigt den Kopf und vorderen Rumpftheil eines 46 Stunden bebrüteten Gänseembryos von der Dorsalfläche. Die aufwärts gebogenen Medullarplatten sind am Kopf eben im Begriffe sich zu vereinigen, doch ist auch hier noch eine schmale Spalte zwischen ihren zugeneigten Rändern vorhanden, durch die man auf den Grund der zukünftigen Medullarröhre sieht. In der Gegend des späteren Vorder- (v) und Hinterhirnbläschens (h) ist die Medullarröhre ganz offen. In der Mittellinie zieht die am Nacken 0,03, an der Schädelbasis 0,01 Mm. dicke und schwarz gefärbte Chorda (ch) vom Rumpftheil in die Anlage der Schädelbasis hinein, sich dort etwas verjüngend und endet am Grunde des noch offenen Vorderhirnbläschens mit einer conisch sich verjüngenden Spitze, 0,1 Mm. weit vom vorderen freien Ende der Medullarröhre entfernt. Die Wirbelsaite ist rechts und links von einem hellen Saum

---

1) E. Dursy, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. 1869. p. 15.

begleitet, ein Ausdruck der mit Flüssigkeit gefüllten Längsspalten zwischen Chorda und Urwirbeln. Urwirbel zeigte der Embryo 6 Paare, die Kopfdarmhöhle war eben in Bildung begriffen.

Fig. 2 ist nach dem Kopf und vorderen Rumpftheil eines 68 Stunden bebrüteten Gänseembryos gezeichnet. Die Ueberosmiumfärbung gelang so schön, dass man bei verchiedener Einstellung des Mikroskops die einzelnen Zellen der verschiedenen Lagen gut erkannte. Urwirbel waren 11 Paare entwickelt. In der Tiefe sieht man das Herz (c) und die primitiven grossen Gefässe (a) durchschimmern. Die Medullarröhre ist schon geschlossen, nur vorn ist eine schmale Spalte vorhanden, der entsprechend die Medullarplatten in das Sinnesblatt umbiegen. Die Gehirnröhre ist durch zwei Einschnürungen in drei Abtheilungen geschieden: an dem weiten Vorderhirnbläschen (v) zeigen sich seitwärts die Ausstülpungen der werdenden Augenblasen. Dann folgt das trichterartige Mittelhirnbläschen (m), endlich nach einer bedeutenden Einschnürung das spindelartig ausgezogene Hinterhirnbläschen (h). Die Wirbelsaite (ch) beschreibt schwache wellenartige Biegungen, ist 0,01 Mm. stark, und endet vorn unter dem Vorderhirnbläschen mit einer conisch sich verjüngenden Spitze, 0,15 Mm. vom nicht geschlossenen Theil der Hirnröhre entfernt.

Derartige Präparäte zeigen, dass die Wirbelsaite das ursprüngliche vordere Ende der Medullarröhre gleich von Anfang an nicht erreicht, sondern jenseits dessen an der Basis des zukünftigen Vorderhirn- respective Zwischenhirnbläschens mit einer conisch sich verjüngenden Spitze endet. Eine knopfartige Anschwellung des Chordaendes, wie es Dursy angibt und abbildet[1]), fand ich nicht. Dursy beschreibt den angeblichen »Chordaknopf« bei Säugethier- und Vögelembryonen. Schon bedeutend früher hatte Aehnliches Leydig von den Selachiern (Acanthias) behauptet[2]), was aber dann von Gegenbaur in Abrede gestellt wurde[3]). Nach dem, was ich an Gänse- und Kaninchenembyonen gesehen, schliesse ich mich ganz der Ansicht Gegenbaur's an.

4. Primitive Schädelbasis.

Es ist hier am Orte darüber zu berichten, welchen Theilen des späteren Schädels der chordahaltige, und welchen der chordalose Theil der embryonalen Schädelbasis entspricht.

1) l. c. Atlas Taf. II, Fig. 13.

2) Beiträge zur mikr. Anat. und Entwicklungsgesch. der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

3) Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.

Nach den Angaben Dursy's[1]) erstreckt sich die Chorda in den frühesten Stadien der Entwicklung bis zum vorderen Ende der Urwirbelplatten, wo sie mit einem knopfartig angeschwollenen Ende aufhört. Dieser sogenannte Chordaknopf ist mit den Medullarplatten und Darmdrüsenblatt fest verbunden, und bildet die Queraxe, um welche die Schlussplatte und Decke der bald geschlossenen Medullarröhre sich bei fortschreitendem Wachsthum nach abwärts wölbt, kurz sie dient als Hauptfactor bei der Bildung der Kopfbeuge. Indem sich das vordere Ende der Medullarröhre vor dem Chordaknopf nach abwärts wölbt, wird die ursprüngliche Schlussplatte zur Basis des Vorderhirn-, respective späteren Zwischenhirnbläschens. Da der Chordaknopf der späteren Hypophysengegend entspricht, der Knopf aber ursprünglich am vordersten Leibesende lag, so folgt, dass die primitive Schädelbasis mit dem hinteren Keilbein abschliesst, d. h. die primitive Schädelbasis besteht nur aus einem dem späteren Hinterhaupts- und hinteren Keilbeine entsprechenden Gegend (Sphenooccipitaltheil), der vordere Theil (Spheno-ethmoidaltheil) ist eine spätere Bildung, der sich erst bei Einstellung der Kopfbeuge entwickelt.

Diese Ansichten Dursy's mussten fallen, sobald bewiesen wurde, dass das Ende der Wirbelsaite sich nicht bis zum ursprünglichen vorderen Ende der Embryonalanlage erstreckt. Fig. 1 ist zwar vom Einwande nicht frei, die Wirbelsaite könne noch später vorwachsen, darum untersuchte ich auch entwickeltere Embryonen wie Fig. 2. Hier ist noch gar keine Kopfbeuge vorhanden, der Embryo ist ganz gestreckt, das Medullarrohr ist vorn noch nicht geschlossen und doch erreicht die Wirbelsaite das vordere Ende des Vorderhirnbläschens nicht. Das kann sie aber auch nicht, denn an der Seitenwand des ersten Hirnbläschens sind die Ausstülpungen der primitiven Augenblasen schon vorhanden; würde also die Wirbelsaite jenseits dieser bis zum vordersten Leibesende reichen, dann müsste sie die Gegend des späteren Chiasma n. opticorum überschreiten. Jenseits der Hypophysengegend erstreckt sich die Wirbelsaite aber nie.

Wir können also an der embryonalen Schädelbasis gleich von Anfang an zwei Abtheilungen unterscheiden: einen chordafreien und einen chordahaltigen, die Grenze zwischen beiden bildet das conisch zugespitzte Chordaende. Der chordahaltige Theil ist der werdende

---

1) l. c. p. 53.

Spheno-occipital- der chordafreie der Spheno-ethmoidaltheil. Der erstere ist gleich von Anfang an unverhältnissmässig länger und stärker, wie der letztere, denn die Ursprungsstätten ihres Bindegewebes: die aa. vertebrales sind um diese Zeit schon entwickelt, während die inneren Carotiden, deren bindegewebige Scheide für den Spheno-ethmoidaltheil dieselbe Rolle spielt, wie die aa. vertebrales und basilaris für den Spheno-occipitaltheil, sich erst beim Auswachsen der Hämisphärenbläschen bilden. Ursprünglich besteht der Sphenoethmoidaltheil nur aus spärlich zerstreuten spindelförmigen Zellen zwischen Medullarröhre und Sinnesblatt, im Uebrigen scheinen letztere ganz aneinander zu liegen (vgl. Fig. 3e).

5. Kopftheil der Wirbelsaite nach Einstellung der Kopfbeuge.

Unsere nächste Aufgabe wird es sein, zu erörtern, wie sich der Kopftheil der Wirbelsaite nach der Einstellung der Kopfbeuge zur Medullarröhre und Kopfdarm verhält.

Zu diesem Zwecke fertigte ich Längsschnitte von Gänse- und Kaninchenembryonen an, bei denen die Kopfbeuge sich eben eingestellt hat, wo die Axe des Vorderhirnbläschens mit jenem des Hinterhirns einen rechten Winkel bildete.

Fig. 3 zeigt den medianen Längsschnitt eines 5 Mm. langen Kaninchenembryo's. Es sind vom Schnitte getroffen: die Hirnröhre, primitive Schädelbasis, Kopfdarm und das Herz. Die Gehirnröhre hat ihre gerade Richtung schon aufgegeben, ihr vorderes, retortenartig erweitertes Ende ist nach abwärts gekrümmt. Der horizontal liegende längliche Theil, dessen Decke oben verdünnt ist (Stelle des späteren Sinus rhomboidalis), ist das Hinterhirn (h), dann folgt nach einem tiefen Einschnitt an der Basis das Mittelhirn (m), dessen Grenzen an einem Längsschnitt nicht sicher anzugeben sind (weil die Einschnürungsgrenzen seitlich liegen), endlich das Vorderhirnbläschen (v). Das Vorderhirnbläschen sendet nach unten gegen die Schädelbasis eine weite Ausstülpung (α), an der sich später das Chiasma n. opticorum bildet (dieser Bucht entsprechend liegen seitwärts die primitiven Augenblasen). Die ganze Medullarröhre besteht aus runden, dicht gedrängten kernhaltigen embryonalen Zellen. Die Schädelbasis besteht aus zwei Theilen: einem chordahaltigen und einem chordafreien, an der Grenze zwischen beiden tritt die dicke Rachenhaut (r), parallel mit der Längsaxe des Kopfdarms (f) zum Herzen (c) hinunter. Der chordahaltige Theil ist der unverhältnissmässig stärkere, er besteht entsprechend der Axe der Hirnröhre aus einem hinteren langen horizontalen, und vorderen kürzeren senkrechten Theil. Die Grundlage bildet ein aus länglichen und spindelförmigen Zellen bestehen-

des Gewebe. Die Wirbelsaite (ch) ist 9—10 μ. dick, läuft zwischen Hinterhirn und Darmdrüsenblatt, von beiden durch spärliche spindelförmige Zellen getrennt mit schwach wellenförmigen Biegungen nach Vorne, krümmt sich über dem blinden Ende des Kopfdarms halbbogenförmig nach abwärts, und endet bei der Abgangsstelle der Rachenhaut ohne alle Verdickung schwach abgerundet, das Hornblatt berührend [1]). Auch der vordere, nach abwärts gebogene Theil der Chorda ist in embryonalem Bindegewebe eingebettet, besonders ist dieses oberhalb der Chordakrümmung zu einem länglichen, die Grenze zwischen Hinter- und Mittelhirnbläschen stark einkeilenden Fortsatz (k), dem mittleren Schädelbalken Rathke's angehäuft. Vor der Abgangsstelle der Rachenhaut berührt das Vorderhirnbläschen beinahe das Hornblatt, nur spärlich zerstreute spindelartige Zellen finden sich zwischen ihnen, die später zur Anlage der Hirnhäute und des Spheno-ethmoidaltheils des Schädels werden. Letzterer ist unverhältnissmässig kurz (e) und schwach und erstreckt sich ohne näher bestimmbare Grenzen gegen die Stirne.

An diesem Embryo hat sich die Kopfbeuge bereits eingestellt. Die Chorda umkreist das blinde Ende des Kopfdarms und endet bei der Abgangsstelle der Rachenhaut. Ihr Ende berührt das Hornblatt, ohne mit demselben in continuirlichem Zusammenhang zu stehen. Von der Basis des Vorderhirnbläschens ist es durch zwischengeschobene spindelartige Zellen getrennt, steht also mit ihr in gar keinem Zusammenhange.

Besitzt die Wirbelsaite überhaupt einen Einfluss bei der Ausbildung der Kopfbeuge oder ist sie dabei nur passiv betheiligt?

Dursy beschreibt die Bildung der Kopfbeuge folgendermassen: Das knopfförmig angeschwollene Ende der Chorda erreicht das ursprüngliche vordere Leibesende und ist dort mit Darmdrüsenblatt und Medullarröhre fest verwachsen. Wenn sich jetzt die Decke des Medullarrohrs stärker entwickelt als die Basis, krümmt sie sich vor dem Chordaknopf unter stumpfem, bald rechten, dann spitzen Winkel nach abwärts, wobei der festhaftende Knopf die quere Drehaxe bildet.

Abgesehen von der Unzulässigkeit eines Chordaknopfes, gibt

---

1) Der Schnitt selbst, nach dem das Präparat gezeichnet wurde, enthielt die Chorda nicht, denn die wellenartigen Biegungen verhindern, dass man die ohnedies dünne Wirbelsaite auf einem Längsschnitt erhalte. Die Chorda wurde in die Zeichnung nach einem ähnlichen, mit Ueberosmiumsäure gefärbten ganzen Kaninchenembryo eingetragen, bei dem man nach Aufhellung die Verhältnisse in der Seitenlage des Embryo so sah, wie es die Zeichnung zeigt.

diese Ansicht keine genügende Erklärung darüber, warum sich die Medullarröhre bei stärkerem Wachsthum gerade nach abwärts gegen den Spheno-occipitaltheil des Schädels krümmt. Da nun die Wirbelsaite auch das vordere Leibesende nicht erreicht, und keinerlei Chordaknopf zu finden ist, muss man für diesen Vorgang eine andere Erklärung suchen. Ich glaube diese in Folgendem zu finden:

Der Anstoss zur Einstellung der Kopfbeuge geht von der Rachenhaut aus. Die Rachenhaut ist um diese Zeit stark entwickelt, erstreckt sich vom Chordaende (späteren Hypophysengegend) bis zum embryonalen Brustkorb (Herz) und geht seitwärts in die Anlagen der Visceralbögen über. Dieses relativ starke Organ ist gleich nach der Ausbildung des Herzens durch dessen Pulsation und Abwärtsrücken einer fortwährenden Dehnung ausgesetzt und zieht das vordere Ende der Medullarröhre — die Basis des Vorderhirnbläschens — nach abwärts. Die Knickungsstelle an der Schädelbasis fällt mit den Bögen der primitiven Aorten zusammen (vgl. Fig. 2). Dabei krümmt sich das Vorder- und Mittelhirnbläschen sammt dem Spheno-ethmoidaltheil des Schädels und einem kleinen Theile des Spheno-occipithaltheils bogenförmig um das blinde Ende des Kopfdarms abwärts. In der Höhe des Kopfdarmendes liegen die vorderen Enden der Aortenbögen, diese bilden die quere Axe, um welche die im Wachsthum zurückbleibende und an das Herz fest angeheftete Rachenhaut das Vorderhirnbläschen nach abwärts zieht. Die Rachenhaut allein ist aber nicht im Stande die Kopfbeuge fertig zu bringen, bald wirkt auch der mittlere Schädelbalken mit. Es entwickeln sich nämlich die aa. vertebrales in der ursprünglichen Richtung der primitiven Aorten und aus ihrer bindegewebigen Scheide bildet sich der mittlere Schädelbalken. Die weiteren Veränderungen der Rachenhaut werde ich bei der Entwicklung der Hypophyse besprechen.

Die Gestalt der Wirbelsaite an der Schädelbasis nach Entstehung der Kopfbeuge ist also die eines gebogenen Hirtenstabes, dessen Ende bis an den Winkel reicht, wo sich die Rachenhaut an die Schädelbasis anheftet (Fig. 3)[1]. Diese hakenförmige Krümmung

1) Auch W. Müller lässt das vordere Ende der Chorda hakenförmig nach abwärts gekrümmt sein. »Indem das vordere Ende des zum Medullarrohr theilweise sich umwandelnden oberen Keimblatts bei den Cranioten das vordere Ende der Chorda im Wachsthum überflügelt, wölbt es sich vor letzterem nach abwärts, um die zukünftige Zwischenhirnbasis zu bilden. Dabei wird das vordere Ende der Chorda leicht abwärts gebogen. Wächst es zu

macht die Annahme eines etwaigen Chordaknopfes erklärlich. Betrachtet man nämlich einen Embryo, bei dem die Kopfbeuge eben in Entwicklung begriffen ist, von der Dorsalfläche, dann decken sich beide Schenkel der hakenförmigen Krümmung selten, so dass man oberhalb des blinden Kopfdarmendes einen dunkeln Zellhaufen sieht, der mit der Wirbelsaite in continuirlichem Zusammenhang steht. Dieser Zellklumpen liegt in der Ansicht von der Dorsalfläche gerade vor dem blinden Ende des Kopfdarms, er ist der von manchen Autoren erwähnte Chordaknopf.

Wie unten bewiesen werden wird, entsteht das Hypophysensäckchen aus jenem Winkel des Hornblatts, wo Rachenhaut und Spheno-ethmoidaltheil des Schädels zusammenstossen. Das Ende der Chorda dorsalis muss also schon aus aprioristischen Gründen vor dem blinden Ende des Kopfdarms gesucht werden, denn auch später noch findet man das Ende der Wirbelsaite in unmittelbarer Nähe der Schlundtasche.

Nach der Entstehung der Kopfbeuge sind die Verhältnisse an der embryonalen Schädelbasis so weit gediehen, dass die Bildung der Hypophyse ihren Anfang nehmen kann. Von nun an sind Hypophyse und Ende der Chorda eine Zeit lang in unmittelbarer Nähe, und können bei der weiter fortschreitenden Entwicklung der Schädelbasis abwechselnd besprochen werden. Ich verlasse also vorderhand die Wirbelsaite und gehe zur Schilderung der Hypophysenbildung über.

6. Anlage der Hypophyse. Hypophysenwinkel.

Hinsichtlich der ersten Herkunft der Hypophyse waren bis vor kurzem zwei Hauptansichten vertreten. Nach der einen Ansicht

---

dieser Zeit noch verhältnissmässig rasch, so erfährt es eine hakenförmige Krümmung« l. c. p. 416. Wie sich aber diese Krümmung hinsichtlich des blinden Kopfdarmendes verhält, wird nicht näher angegeben. — Eine ähnliche hackenförmige Abwärtskrümmung beschreibt Gegenbaur (l. c.) bei Selachierembryonen. Die Chorda soll bei solchen (Acanthiasembryonen von 15—35 Mm. Länge) im mittleren Schädelbalken liegend sich plötzlich ventralwärts krümmen und unter der Basis des 3. Ventrikels mit einer feinen Spitze enden (also ohne Anschwellung). Die betreffende Abbildung (Taf. XXI Fig. 4) scheint aber nach einem extramedianen Durchschnitt gezeichnet zu sein, denn sie enthält kein Hypophysensäckchen, welches da schon entwickelt sein sollte.

ist die Hypophyse ein Epithelgebilde; sie entwickelt sich aus dem abgeschnürten blinden Ende des Vorderdarms (H. Rathke, W. Müller). Nach der andern wäre sie ein Abkömmling des mittleren Keimblattes, da sie sich aus dem verkümmerten Ende der Chorda (Reichert, His), oder aus einer Wucherung der weichen Hirnhaut bildet (Reichert's spätere Ansicht). Dursy versuchte eine Vereinigung beider Ansichten: das Epithel der Hypophyse soll sich aus dem blinden Ende des Vorderdarms, das gefässhaltige Stroma aus dem Chordaknopf bilden.

Neuestens bezeichnet Götte[1]) in einer kurzen vorläufigen Mittheilung den Winkel des Hornblattes vor der Anheftung der Rachenhaut an die Schädelbasis als jene Stelle, die später nach Durchreissung jener Haut ganz in den Bereich des Munddarms gezogen, zum Hypophysensäckchen wird[2]).

Um mich von der Wahrheit einer dieser Ansichten zu überzeugen, fertigte ich mediane Längsschnitte von Köpfen an, wo die Rachenhaut noch nicht geschwunden war; ferner solche, wo dieser Process eben im Werden ist.

Einen derartigen Längsschnitt mit noch nicht geschwundener Rachenhaut zeigt Fig. 3 an einem 5 Mm. langen Kaninchenembryo. Die Verhältnisse des Medullarrohres und der Schädelbasis wurden früher schon besprochen, es erübrigt dazu einiges über Vorderdarm und Rachenhaut hinzuzufügen. — Der Kopfdarm (s) erstreckt sich in gerader Richtung unter dem Spheno-occipitaltheil (o) des Schädels einerseits, Rachenhaut (r) und Herzen (c) anderseits bis zum vorderen umgebogenen Ende des Spheno-occipitaltheils. Ihre Wand besteht aus einer 6 μ hohen Lage von niedrigen kubischen

---

1) Diese Angabe Götte's lautet wörtlich: »Seitlich entstehen aus der Sinnesplatte die beiden Geruchsplatten, das Mittelstück geräth durch die Vorwölbung des Vorderhirns unter dieses und wächst dann zwischen diesem und dem anliegenden Epithel der hinteren Mundhöhle erst trichterförmig, dann in Gestalt eines scheinbar soliden Zapfens nach hinten aus. Das Ende desselben bleibt entweder oder wird doch sehr bald hohl und verwandelt sich, während die übrige Anlage, der Stiel des angeschwollenen Endes verkümmert, in dem Hirnanhang.« Archiv f. mikr. Anatomie, IX. Bd. p. 397.

2) Ich habe diese Ansicht Götte's schon im vorigen Jahre bestätigt und näher beschrieben im »Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1874 Nr. 20«. Bald darauf wurde sie auch von Balfour für die Selachier angenommen. Er beschreibt aber den Vorgang nicht näher, sondern erwähnt nur kurz, die Entwicklung der Hypophyse bei Selachiern so gefunden zu haben, wie Götte bei den höheren Wirbelthieren. Quarterly Journal of microscop. Science Oct. 1874.

Epithelien, nur an der blinden Kuppe des Kopfdarms (y) ist das Epithel verdickt und mehrschichtig (0,012 Mm.). Diese Verdickung des Epithels mag nicht wenig dazu beigetragen haben, dass man diese Stelle als Ursprungsstätte des Hypophysensäckchens betrachtet hat. Die vordere Wand des Kopfdarms (y) liegt schräge von oben nach unten und hinten, so dass dadurch oben ein etwas abgerundeter spitzer, nach unten gegen die Rachenhaut zu ein stumpfer Winkel entsteht. Die Rachenhaut (r) verlässt die Schädelbasis an der Grenze zwischen Spheno-ethmoidal und Spheno-occipitaltheil, gerade an der Stelle, wo die Wirbelsaite endet. Hier ist sie etwas dicker und zieht sich verdünnend zum Herzen. Ihre ganze Länge beträgt 0,1 Mm. Sie besteht aus Hornblatt, Darmdrüsenblatt und etwas embryonalem Bindegewebe, letzteres wird gegen das Herz spärlicher. Das Hornblatt besteht aus einer Lage niederer kubischer 7 μ. hohen kernhaltigen Epithelien. Sie zieht von der unteren Fläche des Spheno-ethmoidaltheils des Schädels auf die Rachenhaut, und von da schlägt sie auf das Amnion (s) über.

Gleich zu beschreibende, etwas ältere Embryonen werden zeigen, dass sich die Hypophyse aus einem epithelialen Säckchen entwickelt. Dieses Säckchen wird aber nicht vom blinden Ende des Kopfdarms abgeschnürt, wie es bisher fast allgemein angenommen wurde, sondern von jenem Winkel, wo das Hornblatt von der Schädelbasis auf die Rachenhaut umbiegt (Fig. 3 h). Ich werde diese Stelle künftighin Hypophysenwinkel nennen. Hier endet die Wirbelsaite sanft abgerundet, das Hornblatt berührend.

7. Durchriss der Rachenhaut. Bildung des Trichters.

Die Rachenhaut erhält sich nicht lange, sie reisst durch.

Fig. 4 ist nach dem medianen Längsschnitt eines 6 Mm. langen Kaninchenembryo's gezeichnet, wo die Rachenhaut eben durchgerissen ist, so dass Kopfdarm (f) und Mundbucht (n) communicirten. Man sieht an der Communicationsöffnung noch die unebenen Ränder der Durchrissstelle, das Epithel des Hornblattes geht noch nicht ununterbrochen in jenes des Darmdrüsenblattes über. Die beiden Stümpfe (r_1 r_2) der durchgerissenen Rachenhaut sind noch vorhanden, der obere (r_1) ist 0,04 Mm. lang, hat aber nicht mehr die ursprüngliche horizontale Lage, sondern ist gegen die Schädelbasis hin geneigt, so dass der früher offene Hypophysenwinkel zu einer kleinen blinden Bucht (h) geworden ist. Die Verhältnisse der Schädelbasis sind noch dieselben wie früher, die Wirbelsaite (ch) zieht, die blinde Bucht des Vorderdarms umkreisend, bis an den oberen Stumpf der durchgerissenen Rachenhaut heran und endet ganz nahe beim Hornblatte. Die Medullarröhre hat sich im Verhältniss zum früheren Stadium insofern verändert, dass an der Basis

des Vorderhirnbläschens (v), gerade gegenüber dem Stumpfe der Rachenhaut, eine kleine Ausstülpung (i), der werdende Trichter, sich gebildet hat.

Das Reissen der Rachenhaut ist die Folge einer zu starken Dehnung derselben, welche folgendermassen zu Stande kommt: Die Rachenhaut (Fig. 3 r) bestand ursprünglich aus drei Schichten: gegen die Mundbucht zu aus dem Hornblatt, gegen den Kopfdarm aus dem Darmdrüsenblatt, dazwischen aus wenig embryonalem Bindegewebe. Im Laufe der Ausbildung des Herzens und stärkeren Wachsthums der Medullarröhre unterliegt sie einer Dehnung, in Folge dessen sie dünner wird. Diese Verschmächtigung kommt hauptsächlich auf Rechnung der mittleren Schichte zu Stande, diese zieht sich innerhalb der Rachenhaut nach beiden Seiten und auch nach oben und unten hin ganz zurück, bis sich die zwei Epithelblätter berühren. Letztere sind dann nicht mehr im Stande, der Dehnung einen Widerstand zu leisten, die Rachenhaut reisst in der Mitte durch. Der obere Stumpf derselben, der in seinem obersten Theil das Chordaende enthält, geht aber nicht zu Grunde, sondern gibt seine ursprüngliche Richtung auf und nähert sich dem Spheno-ethmoidaltheil des Schädels (Fig. 4 r_1). Dadurch wird der ursprüngliche Winkel vor der Rachenhaut zu einer kleinen Bucht (h) umgewandelt, und dieser Vorgang leitet die Bildung des Hypophysensäckchens ein.

Mit diesem Vorgang gleichzeitig geht die Bildung des Trichters vor sich.

Dursy und W. Müller leiten die Bildung des Trichters von dem Zusammenhang des Chordaendes mit der Vorderhirnbasis ab. Die Wirbelsaite bleibt im Längenwachsthum im Verhältniss zur Medullarröhre zurück und zieht die Verbindungsstelle zu einer kleinen Falte: dem werdenden Trichter aus. Später wird dann der Zusammenhang des Vorderhirns mit dem Chordaende durch Zwischenwachsen embryonaler Bindesubstanz gelöst und das fernere Auswachsen des Trichters geht dann spontan vor sich.

Nachdem ich gezeigt, dass ein Chordaknopf nicht existirt, ferner das Ende der Chorda gleich von Anfang an in gar keiner Verbindung mit dem Vorderhirnbläschen steht, muss die Bildung des Trichters von anderen Umständen abgeleitet werden. Ich glaube dass dies folgendermassen geschieht: Nach dem Reissen der Rachenhaut (Fig. 4), biegt sich deren oberer Stumpf gegen den Spheno-ethmoidaltheil der Schädelbasis und leitet den Vorgang zur Bildung des Hypophysensäckchens ein. Das Chordaende berührt noch immer

das Hornblatt an der hinteren Wand des werdenden Hypophysensäckchens und verhindert deren Rückbildung. Während der obere Stumpf der Rachenhaut nach aufwärts biegt, drückt die Wand des entstehenden epithelialen Säckchens die Basis des Vorderhirnbläschens ein und es entsteht hier jetzt eine Falte zwischen oberem Ende des Hypophysensäckchens und mittlerem Schädelbalken, der primitive Trichter (i). Dieser ist also sonst nichts, als eine eingeknickte Stelle des Vorderhirnbläschens und ist im Anfang unverhältnissmässig gross. Der primitive Trichter entspricht nicht allein dem späteren Trichterfortsatz (processus infundibuli cerebri), sondern auch dessen Umgebung (tuber cinereum). Der eigentliche Trichterfortsatz bildet sich später aus einem Theile des primitiven Trichters durch selbstständiges Auswachsen.

8. Bildung der Hypophysentasche.

Indem sich der obere Stumpf der Rachenhaut gegen den Spheno-ethmoidaltheil des Schädels erhebt, wird der daselbst gelegene offene Winkel eingeengt und der eingeknickte Theil des Hornblattes zu einer sagittal comprimirten Tasche umgewandelt, die man Hypophysentasche oder Schlundtasche heisst.

Diese nächste Formumwandlung zeigt Fig. 5 an einem $3\frac{1}{2}$ Tage bebrüteten Gänseembryo. Die Abbildung erstreckt sich bloss auf die uns interessirende Parthie des Schädels, also Spheno-occipital und Spheno-ethmoidaltheil der Schädelbasis und die anliegenden Parthien des Centralnervensystems. Die Basis des Hinterhirns (h^1) ist 0,08 Mm. dick, radiär gestreift, geht über dem mittleren Schädelbalken (k), sich verdünnend, in die Basis des Mittelhirns (m) und dieses in jenes des Zwischenhirns (z) über. Letzteres schickt einen stumpfen konischen Fortsatz (i), den Trichter, in die Substanz des mittleren Schädelbalkens hinein. Die Schädelbasis besteht aus länglichen embryonalen Zellen, ist unter dem Hinterhirn 0,06 Mm. dick, und erstreckt sich von da als mittlerer Schädelbalken (k) an Dicke zunehmend zwischen Hinter- und Zwischenhirn hinein. Der Spheno-ethmoidaltheil des Schädels besteht noch immer aus wenigen zerstreuten spindelartigen Zellen zwischen Hornblatt und Zwischenhirnbasis. Die Wirbelsaite (ch) ist 0,02 Mm. dick, läuft gestreckt im Spheno-occipitaltheil nach aufwärts, macht oben am Grunde des mittleren Schädelbalkens eine starke Biegung und endet hakenförmig sich verjüngend beim Hornblatte. Sie besitzt einen scharfen Saum und besteht aus hellen protoplasmareichen kernhaltigen Zellen. Unterhalb der Knickungsstelle des Schädels sind zwei Blindsäcke vorhanden, der vordere (h) ist 0,1 Mm. tief und mündet unten mit einer weiten Oeffnung in den Mund-

darm. Der hintere (f) ist weniger tief. Zwischen beiden liegt ein kleiner Stumpf, an dessen Ende die Epithelüberzüge noch nicht continuirlich zusammenhängen. Das Epithel des Vorderdarms (d) ist 9 μ dick, besteht aus niederen cylindrischen Zellen.

Einen in der Entwicklung etwas mehr vorgeschrittenen Kaninchenembryo (12 Mm. lang) zeigt Fig, 6. Die Zeichnung bildet einen medianen Längsschnitt der Schädelbasis ab (der mittlere Schädelbalken ist nur theilweise ausgezeichnet). Die Verhältnisse des Centralnervensystems sind noch dieselben wie früher, die Basis des Hinterhirns (h) ist 0,2 Mm. dick, radiär gestreift, an ihrer unteren Fläche hat sich eine feinkörnige, zellenlose Schichte angesammelt, die eine feine Längsstreifung zeigt. In der Mitte ist sie etwas geknickt (p), eine Stelle, die der späteren Brückenbeuge entspricht. Die Basis des Zwischenhirns (z) ist 0,2 Mm. dick, schickt den kleinen, conisch sich verjüngenden Trichterfortsatz (i) nach unten. Sie besteht aus dicht gefügten rundlichen Zellen, die an der Peripherie etwas aufgehellt sind. Im Sphenooccipitaltheil (o) zieht die 6 μ dicke a. basilaris (b) nach aufwärts und setzt sich oben im mittleren Schädelbalken (k) fort. An der Knickungsstelle der Schädelbasis liegt in schiefer Richtung, sich der untern Fläche des Zwischenhirns anschliessend, die Hypophysentasche (h), aus einer 0,03 Mm. dicken Lage von geschichteten Cylinderepithelien bestehend. Die Wände der Tasche sind einander so sehr genähert, dass nur eine 8 μ weite Spalte zwischen ihnen frei geblieben ist. Diese mündet unten in den Munddarm. Die Peripherie des Säckchens besitzt scharfe Contouren, ist vom anliegenden Zwischenhirn durch eine ganz dünne Lage spindelartiger Zellen getrennt. Das obere abgerundete Ende des Säckchens legt sich an die vordere Wand des Trichters an und ist von demselben ebenfalls durch spindelartige Zellen geschieden. Aus eben solchen Zellen besteht der Spheno-ethmoidaltheil des Schädels, der sich schon zu verstärken beginnt. Die Wirbelaite (ch) ist 8 μ stark, biegt oben mit einer hakenförmigen Krümmung nach abwärts und endet sanft abgerundet 0,03 Mm. weit von der hinteren Wand des Hypophysensäckchens. Ihre Ränder sind von einer glashellen Linie begleitet, ein Ausdruck der sich bildenden Chardascheide.

Der offene Hypophysenwinkel hat sich zu einer Tasche umgestaltet, die durch ein schmales Lumen mit der Rachenhöhle communicirt. Die meisten Autoren, die über Hypophysenbildung schrieben, kannten die Tasche, — Rathke schon im Jahre 1838[1]), — nur Reichert[2]) läugnet ihre Existenz.

Die Bildung dieser Tasche kann man sich vom Zusammenhang der Chorda dorsalis mit dem Darmdrüsenblatt allein nicht erklären.

Wäre dieses das mechanische Moment, so müsste sich die

---

1) Archiv für Anatomie und Physiologie. 1838. Bd. V. p. 482.

2) Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig 1861. II. Theil p. 19.

Chorda an den obern Winkel des Säckchens anheften. Das ist auch bei Vögelembryonen der Fall (Fig. 5). Bei Kaninchenembryonen endet aber die Chorda unter der untern Hälfte der hintern Taschenwand, weit von dessen oberer Wölbung entfernt (Fig. 6). Sie kann also keine ziehende Wirkung auf die Tasche ausüben, sie könnte höchstens jene Stelle der hintern Wand, wo sie endet, nach rückwärts ziehen, was aber nicht geschieht. Die Bildung der Tasche beruht wesentlich auf der Beugung des oberen Stumpfes der durchgerissenen Rachenhaut gegen den Spheno-ethmoidaltheil des Schädels, dadurch flacht sich die blinde Bucht des Vorderdarms ab, die hakenförmige Biegung des Chordaendes erhält sich aber noch eine Zeit lang. Der Zusammenhang derselben mit der hinteren (bei Vögeln oberen) Wand des Säckchens wird später durch Zwischenwachsen embryonalen Bindegewebes gelöst und so der Zusammenhang zwischen Chordaende und Hypophysensäckchen aufgehoben.

Jene Stelle, wo die hintere Wand des Säckchens in das Epithel des Vorderdarms umbiegt, entspricht der Durchrissstelle der Rachenhaut (Fig. 6 x), hier liegt die Grenze zwischen Mund- und Kopfdarm. Wenn frühere Forscher das Schlundsäckchen vom Darmdrüsenblatt abstammen liessen, geschah diess wesentlich aus dem Grunde, weil sie die Durchrissstelle der Rachenhaut vor die Mündung der Hypophysentasche verlegten.

9. Abschnürung der Hypophysentasche.

Die folgenden Veränderungen bestehen in der Abschnürung der Hypophysentasche. Ihr unterer Theil wird zu einem dünnen Gange comprimirt, der später ganz atrophirt und dann liegt das abgeschnürte Säckchen an der Basis des Zwischenhirns, vor dem Trichter.

Diesem Processe geht bei Säugern die Abflachung der oberen Wölbung der Tasche voran. Sie wird wesentlich bewirkt durch das stärkere Längenwachsthum und Druck von Seite des Trichters.

Bei einem 16 Mm. langen Kaninchenembryo (Fig. 7) zeigt sich die Abschnürung folgendermassen: Das Centralnervensystem bietet dieselben Verhältnisse wie früher (bei Fig. 6), nur ist die Basis des Hinterhirns (h_1) dicker, der Trichterfortsatz (i) länger (0,2 Mm.) geworden. Die Schädelbasis besteht aus locker gefügten spindelförmigen Zellen, die sich am Spheno-

ethmoidaltheil (e) bedeutend angehäuft haben, so dass dessen Dicke 0,18 Mm. beträgt. Die Grenze zwischen Spheno-ethmoidal- und Spheno-occipitaltheil bildet das Hypophysensäckchen (h). Im Spheno-occipitaltheil zieht die a. basilaris (b) zum mittleren Schädelbalken (k) hinauf (letzterer ist wegen Raumersparniss nicht ganz abgebildet). In der Umgebung der a. basilaris ist das Bindegewebe etwas lockerer gefügt, als weiter unten. Die untere Fläche der Schädelbasis ist durch das 0,01 Mm. hohe cylindrische Epithel (d) des Vorderdarms bedeckt. Der obere Theil des Hypophysensäckchens ist in den Winkel eingekeilt, der die vordere Wand des Trichterfortsatzes mit der hinteren Wand der Zwischenhirnbasis bildet. Das Gebilde besteht aus zwei Theilen: einem oberen säckchenartigen, 0,25 Mm. hohen, 0,1 Mm. breiten, mit einer centralen Höhle versehenen (h), und einem unteren 0,13 Mm. langen, 0,012 Mm. breiten drüsengangähnlichen Abschnitt (g), der unten mit dem Epithel des Vorderdarms in continuirlichem Zusammenhang steht. Die Wand des Säckchens ist 0,03 Mm. stark, zeigt eine radiäre Streifung und besteht aus mehreren Lagen dicht aneinander liegender cylindrischer kernhaltigen Zellen. Nach der Peripherie und gegen das Lumen besitzt das Säckchen einen scharfen Saum. Die Längsaxe der Tasche ist in der Mitte unter einem stumpfen Winkel geknickt, ihr oberer, in den Winkel zwischen Trichterfortsatz und Zwischenhirnbasis eingekeilter Theil liegt senkrecht, der untere ist schief nach vorwärts geneigt. Vom untern Theil des Säckchens zieht der 0,012 Mm. weite Gang (g) senkrecht nach abwärts, besteht aus niederen kubischen Epithelien und besitzt ein sehr schmales centrales Lumen. In der nächsten Umgebung des Säckchens ist das Bindegewebe etwas dichter gelagert. Die 0,01 Mm. starke Wirbelsaite (ch) zieht in der Mitte des Spheno-occipitaltheils mit schwachen Biegungen nach aufwärts, beschreibt oben eine bogenförmige Krümmung und endet 0,04 μ weit von der hinteren Wand des Säckchens abgerundet, unmittelbar über dem Anfang des Hypophysenganges. Sie besteht noch immer aus nur 4—5 Mm. grossen protoplasmahaltigen kernführenden Zellen. An der Peripherie ist die Chorda mit einer 1—2 μ starken glashellen Scheide umgeben, die gegen das umgebende Bindegewebe scharfe Contouren besitzt und mit platten Zellen bedeckt ist.

Das Hypophysensäckchen besitzt zur Zeit seiner Abschnürung an einem Längsschnitte eine unregelmässig ovale Gestalt. Ein Querschnitt zeigt (Fig. 8), dass es ein sagittal comprimirtes Gebilde ist, dessen Seitenränder etwas nach vorne geneigt sind. Der hinteren concaven Wand liegt der Trichterfortsatz (i) an, vom Säckchen durch spindelförmige Zellen getrennt. Vor den vorwärts gekrümmten Rändern liegen die Querschnitte der beiden inneren Carotiden (c, c_1).

Wie die Abbildungen zeigen, beginnt in diesem Stadium die Abschnürung der unten offen gewesenen Tasche zu einem Säckchen. Der obere Theil der Tasche erhält sich unverändert, der untere wird zu einem drüsengangähnlichen Ausführungsgang. Welche Einflüsse diesen

Prozess bewirken, warum sich der obere Theil als Tasche erhält, während der untere zu Grunde geht, darüber führt W. Müller in seiner öfters citirten Abhandlung als Hauptgrund den Druck einer starken Arterie gegen die hintere Wand des Säckchens an, die in diesem Stadium beide inneren Carotiden verbindet, später aber atrophirt. Die sich ansammelnde Adventitia dieses Gefässes soll auf die hintere Wand einen derartigen Druck ausüben, dass in Folge dessen das Säckchen zu einem Gang comprimirt wird.

Die Angaben W. Müller's beziehen sich auf Hühnerembryonen. Bei solchen fand ich diesen Communicationsast ebenfalls constant (Fig. 9 c_2), aber nicht bei Kaninchenembryonen. Auch W. Müller erwähnt ihrer nicht bei Säugethierembryonen, von denen er in den frühesten Stadien überhaupt keine Abbildungen gibt. Der jüngste Schweinsembryo, den er abbildet ist 18 Mm. lang [1]), daran ist aber von der besprochenen Arterie keine Spur vorhanden. Ich fand nicht einmal bei entsprechend jüngeren Kaninchenembryonen ein ähnliches Gefäss, so dass der Grund der Abschnürung wohl aus anderen Verhältnissen abgeleitet werden muss.

Ich glaube diesen Vorgang allein mit der stärkeren Entwicklung des Spheno-ethmoidaltheils des Schädels in Zusammenhang bringen zu können. Der obere Theil des Säckchens bleibt immer in unmittelbarer Nähe des Trichters. Wenn mit der stärkeren Ausbildung des Spheno-ethmoidaltheils das Bindegewebe unter der Zwischenhirnbasis sich anhäuft, muss sich der untere Theil des Säckchens entsprechend der Verdickung verlängern, er zieht sich zu einem dünnen Gange aus. Dieser dünne Gang erhält sich noch verhältnissmässig lange, und geht erst dann zu Grunde, wenn von Seiten der sich vereinenden beiden Keilbeinknorpeln ein stärkerer Druck auf sie ausgeübt wird.

Der beschriebene Entwicklungsmodus beweist, dass das Hypophysensäckchen seine ursprüngliche Lage an der Zwischenhirnbasis von jeher bewahrt, folglich stets über der Anlage der Schädelbasis gelegen ist. Es liegt gleich bei der ersten Anlage der Schädelbasis über dem Bindegewebe der werdenden Keilbeine. H. Rathke beschrieb den Vorgang der Säckchenbildung als eine Wucherung des Schlundepithels durch die Schädelbasis zum Zwischenhirn hinauf; die hinaufgewucherte Tasche soll dann abgeschnürt werden. Ganz

---

1) O. c. Taf. I. Fig. 6.

richtig bemerkt W. Müller, dass der Vorgang nicht auf einer derartigen Wucherung beruht, sondern mit einem Verbleiben des Vorderdarmendes (nach ihm, nach uns des Epiblast's im Hypophysenwinkel) an Ort und Stelle (unter der Zwischenhirnbasis) in Zusammenhang zu bringen ist.

10. Veränderungen der Wirbelsaite während der Abschnürung des Hypophysensäckchens. Chordascheide.

In den bisher Auseinandergesetzten wurde erwähnt, dass die Wirbelsaite nach der Ausbildung der Kopfbeuge im Spheno-occipitaltheil des Schädels liegend, das blinde Ende des Vorderdarms bogenförmig umkreist und am Hypophysenwinkel unmittelbar das Hornblatt berührend aufhört (Fig. 3). Das Ende liegt jedoch dem Hornblatte nur an, ein unmittelbarer Uebergang zwischen den Zellen beider Gebilde findet nicht statt. Dieses Anliegen des Endes erhält sich auch noch während der Umbildung des Hypophysenwinkels zur Hypophysentasche (Fig. 5). Sobald an letzterem sich die zwei Wände aneinandergelegt haben, wächst zwischen Chordaende und Säckchenepithel embryonales Bindegewebe und löst den Zusammenhang zwischen beiden (Fig. 8); die Chorda besteht in diesen Stadien aus eng aneinandergelagerten protoplasmareichen vieleckigen kernhaltigen Zellen, und liegt im embryonalen Bindegewebe der Schädelbasis eingebettet. Eine Scheide ist noch nicht da.

Während die Abschnürung des Hypophysensäckchens im Gange ist, erleidet die Chorda zwei Veränderungen. Erstens geht ihr vorderes, hakenförmig gekrümmtes Ende eine S-artige Biegung ein, zweitens bildet sich an ihr eine glashelle Scheide aus. Diese zwei Veränderungen sollen uns jetzt beschäftigen.

Die hakenförmige Krümmung des Chordaendes erhält sich so lange, bis sich die Kopfbeuge auszugleichen beginnt, was zeitlich mit der Abschnürung des Hypophysensäckchens zusammenfällt. Wenn diess geschieht, hebt sich der vor dem mittleren Schädelbalken liegende Theil des Kopfes, womit sich auch der vorderste Theil der Chorda nach aufwärts krümmt (Fig. 7), so dass jetzt das vordere Chordaende eine S-artige Biegung beschreibt. Die Queraxe, um die sich der Kopf nach aufwärts bewegt, schneidet die Mitte der S-artigen Biegung.

Bei Vögeln (Fig. 5) liegt das Ende der Chorda der oberen

blinden Bucht der Hypophysentasche an, während sie bei Kaninchenembryonen weiter unten endet (Fig. 6). Wenn sich jetzt der mittlere Schädelbalken verdickt, so wird beim Huhn das Ende der Chorda zu einer langen feinen Spitze ausgezogen, das alsbald atrophirt. Dasselbe geschieht bei Säugethieren, nur ist die plötzlich sich verdünnende Chordaspitze so kurz, dass sie sich der Aufmerksamkeit leicht entzieht.

Fig. 9 zeigt den Längsschnitt von der Schädelbasis eines $5^1/_2$ Tage bebrüteten Hühnchens. Im Spheno-occipitaltheil (o) des Schädels steigt die 0,1 Mm. starke Wirbelsaite (ch) mit starken Biegungen zum mittleren Schädelbalken (k) nach aufwärts, biegt sich dann hakenförmig hinunter, und zieht sich zu einer 0,18 Mm. langen feinen Spitze aus, die bis zum Epithel des Hypophysensäckchens (h) verfolgt werden kann. Die Spitze der Chorda liegt im Bindegewebe des mittleren Schädelbalkens und besteht aus schüppchenartigen platten Zellen. Die übrigen Chordazellen sind vergrössert, ihr Inhalt etwas aufgehellt, noch immer kernhaltig.

Hinsichtlich der Chordascheide der höheren Wirbelthiere sind in jüngster Zeit zwei Ansichten publicirt worden, die eine von Dursy, die andere von W. Müller. Die verschiedenen Chordascheiden der niederen Wirbelthiere, der Selachier und Knochenfische, übergehe ich ganz, weil ich darüber keine Erfahrungen besitze.

Nach Dursy existirt bei Säugethieren und Vögeln keine eigentliche Chordascheide, sondern der helle Saum, der die Chorda umgibt, rührt von einem mit Flüssigkeit gefüllten Kanal her, der von dem Chordastrang nicht ganz ausgefüllt ist. Die umgebende hyaline Knorpelsubstanz bildet die Wand des Kanals. Diese Flüssigkeit wird von den Chordazellen selbst abgesondert. Die abgesonderte Flüssigkeit sammelt sich anfangs zwischen den einzelnen Zellen an, plattet sie zu einem Zellnetzwerk ab, bricht dann einzelne davon durch und sammelt sich um den Chordastrang herum an. Dursy will sich hiervon an feinen Durchschnitten überzeugt haben, an welchen der Chordastrang aus dem Kanal sehr leicht herausfällt. Dickere Durchschnitte können keine Aufklärung geben, weil an ihnen die abgeplatteten Chordazellen für feingranulirte Interzellularsubstanz gehalten werden, oder als Wände der vergrösserten Chordazellen imponiren. Uebrigens scheint Dursy selbst aus dieser Erklärung nicht alle Erscheinungen der Chordascheide ableiten zu können, denn er sagt: die Flüssigkeit besässe doch eine gewisse Consistenz oder klebrige Beschaffenheit, sonst müsste die Chorda aus dem Kanale an allen Schnitten herausfallen oder sich excentrisch

lagern [1]). An einer andern Stelle [2]) erklärt er eine etwaige Chordascheide bedingt durch eine theilweise Aufhellung der centralen Zellen, während die peripheren ihr granulirtes Aussehen bewahren; letztere ahmen dann eine Chordascheide nach.

W. Müller hält die Angaben Dursy's für unrichtig. Nie bildet sich eine Flüssigkeit zwischen den Chordazellen. Die Chordascheide ist eine doppeltbrechende feste Hülle, eine Cuticularbildung, die von den peripheren Zellen abgesondert wird, darum nennt er sie Cuticula chordae. Bei niederen Thieren ist sie von radiären Porenkanälchen durchzogen.

Auch ich halte die Theorie Dursy's für falsch, denn ich sehe die Chordascheide schon früher gebildet, bevor eine die Flüssigkeit abgrenzende Wand vorhanden ist. Vögel sind zur Bestimmung dieser Frage nicht zu verwenden, weil sich die Chordascheide verhältnissmässig spät entwickelt und immer dünn bleibt. Desto geeigneter sind dazu Kaninchenembryonen. Bei diesen bildet sich die Chordascheide in einem Stadium, wo die Schädelbasis noch ganz häutig ohne alle Knorpelbildung dasteht (Kaninchenembryonen von 12—14 Mm. Länge). Sie zeigt sich dann als glasheller Saum um den Chordastrang (Fig. 6), der nach aussen zu scharfe Ränder besitzt. Die Scheide liegt unmittelbar im embryonalen Bindegewebe, wo sollte da eine, die ansammelnde Flüssigkeit abgrenzende Wand vorhanden sein! — Dursy bezeichnet als solchen die Intercellularsubstanz des Knorpels. Diese ist aber noch gar nicht ausgebildet, so dass seine Ansicht schon aus diesem Grunde unhaltbar ist. Dass man an Schnitten nach dem Herausfallen der Chorda keine doppelten Contouren am zurückgebliebenen Kanal findet, beweist nur, dass die Chordascheide mit dem umliegenden Bindegewebe nicht sehr fest verbunden und sammt dem Chordastrang herausgefallen ist.

Welcher Natur ist nun die Chordascheide? Ist sie wirklich eine Cuticularbildung, wie es W. Müller angibt, die von den peripheren protoplasmareichen Chordazellen, der sogenannten epithelartigen Lage nach Gegenbaur, abgesondert wird?

Sollte sich meine Vermuthung bestätigen, dass die Chorda epithelialer Herkunft ist, dann würde diess ganz gut mit der cuticularen Natur der abgesonderten Scheide stimmen. Doch glaube ich

---

1) O. c. p. 19.
2) O. c. p. 21.

von dieser Ansicht abgehen zu müssen, weil ich die Chordascheide für eine ähnliche Bildung betrachte, wie die Linsenkapsel. Von letzterer hat J. Arnold bewiesen [1]), dass sie keine Cuticularbildung sei, sondern aus einer eigenthümlichen Umwandlung des umgebenden dichten Bindegewebes entstehe, indem die Zellen sich aufhellen und miteinander verschmelzen. Aehnliches glaube ich bei der Chorda gefunden zu haben. Bevor noch eine Scheide da ist, lagern sich die Bindegewebszellen an die Peripherie der Chorda und platten sich ab. Besonders bei Lachsembryonen (Salmo salar) vom 20.—30. Entwicklungstage sieht man an sehr feinen Schnitten schön um die periphere epithelartige Lage der Chordazellen die platten Bindegewebszellen sich anlagern und zur Chordascheide werden. Aehnliches sah ich bei Kaninchenembryonen auch noch später, während sich die Scheide verdickt. Ich glaube also, dass die Chordascheide auch eine Bindegewebsbildung ist, wie die Linsenkapsel, entstanden durch Aufhellung, Abplattung und Verschmelzung der Bindegewebszellen. Die Chordascheide ist glashell, so dass man bei Säugern nach ihrer Ausbildung gar keine Kerne oder zellenartigen Gebilde in ihr sieht.

Nachdem die Chordascheide ausgebildet ist, verdickt sie sich fortwährend und erhält sich auch in der knorpligen Schädelbasis, wovon ich später sprechen werde.

11. Umwandlung des Hypophysensäckchens in Drüsenschläuche.

Wir haben bisher bei der Bildung der Hypophyse zwei Stadien unterscheiden können. Die erste bestand in der Umbildung des Hornblattes zur Hypophysentasche, die zweite in der Abschnürung dieser Tasche zu einem Säckchen. Nun folgt das dritte Stadium, das Auswachsen des Taschenepithels zu drüsenartigen Schläuchen. Das Wesen dieses Vorganges ist bei Säugern und Vögeln dasselbe, aber die Formveränderungen sind bei Säugethieren etwas complicirter. In W. Müller's Abhandlung beziehen sich die Abbildungen meist auf Vögel [2]), ich gebe mehr Zeichnungen von Säugethieren,

---

1) Handbuch der gesammten Augenheilkunde, v. Graefe und Saemisch 1874. Artikel »Linse« von J. Arnold.

2) Von Säugern sind nur 2 Abbildungen gegeben: auf Taf. I. Fig. 6 (18 Mm. langer Schweinsembryo) und auf derselben Taf. I. Fig. 7 (von einem 4 Ctr. langen Schaafembryo).

und erwähne von Vögeln nur soviel, als zum Verständniss des Unterschiedes zwischen Säugern und Vögeln nothwendig ist.

Bei Hühnerembryonen erhält sich die Form der Hypophysentasche bis zum 5. Tage der Bebrütung unverändert, sie communicirt bis dahin, unten trichterartig erweitert, mit dem Vorderdarm. Nun verdickt sich an beiden Wänden das Epithel und wächst in kleinen zapfenartigen Vorsprüngen gegen das umgebende Bindegewebe vor.

Diese Veränderungen zeigt Fig. 9 von einem $5^1/_2$ Tage bebrüteten Hühnchen. Die Länge des Hypophysensäckchens (h) beträgt 0,45 Mm., ihre Weite im obern Theil 0,05 Mm., das Epithellager der Wand 0,02 Mm. Letzteres steht gegen das Bindegewebe in kleinen zapfenartigen Erhebungen vor. Zu ihrer hinteren Wand zieht oben durch das embryonale Bindegewebe die fein ausgezogene Chordaspitze. Weiter unten liegt der quere Verbinbindungsast zwischen beiden Carotiden (c_2). Hinter der Mündung der Hypophysentasche hat sich das ursprüngliche Ende des Kopfdarms als eine kleine Grube (f_1) erhalten.

Die kleinen zapfenartigen Erhebungen wachsen dann zu soliden Schläuchen in das umgebende Bindegewebe hinein, welches in den Zwischenräumen der Schläuche sammt Gefässen zurückbleibt und zum gefässreichen Stroma der Drüse wird.

Bei einem 8 Tage bebrüteten Hühnchen zeigt sich diess folgendermassen (Fig. 10): An der Schädelbasis sind Spheno-ethmoidal- (e) und Spheno-occipitalknorpel (o) schon ausgebildet und ihre Grenzen durch dichteres Anliegen der umgebenden Bindegewebszellen als Perichondrium scharf markirt. Die Scheide der Basilararterie (b) und der mittlere Schädelbalken (k) bestehen aus locker gefügten spindelartigen Zellen. Im Spheno-occipitalknorpel zieht die 0,07 Mm. dicke Wirbelsaite (ch) in einem flachen Bogen nach aufwärts, berührt oben das Perichondrium, bettet sich wieder in den Knorpel ein und endet an der hinteren Fläche der werdenden Sattellehne, unmittelbar am Perichondrium. Von einer fein ausgezogenen Spitze im Bindegewebe wie früher, ist nichts mehr zu sehen. Die beiden Keilbeinknorpel stehen 0,3 Mm. weit von einander entfernt und fassen den comprimirten Gang der Hypophyse (g) und dahinter den Querast der Carotiden (c_2) zwischen sich. Die untere Fläche der Schädelbasis wird vom cylindrischen Epithel des Munddarms bedeckt. Oben ragt der kleine conische Trichterfortsatz (i) hinter dem obern Ende der Hypophyse herunter, von diesem durch lockeres Bindegewebe getrennt. — Die Hypophyse (h) bildet einen unregelmässig viereckigen Körper, dessen Längsaxe schief nach oben und rückwärts gerichtet ist. Die ursprüngliche Höhle und Wand des Hypophysensäckchens hat sich noch erhalten, erstere ist aber verkleinert und von letzterer ragen in das umgebende Bindegewebe bis 0,15 Mm. lange, 0,02 Mm. dicke solide Schläuche hinein, die aus ähnlichen kubischen und unregelmässig vieleckigen kernhaltigen Zellen bestehen,

wie die Wand des Säckchens; um die Höhle des Säckchens ist das Epithel cylindrisch. Das Bindegewebe um die Hypophyse ist gefässreich und ragt überall zwischen die Schläuche hinein. Der Hypophysenengang (g) ist 0,55 Mm. lang, 0,03 Mm. breit, besteht aus niederen kubischen Epithelien und besitzt ein deutlich sichtbares centrales Lumen. Unten steht es in Verbindung mit dem Epithel des Munddarms.

Diese zwei Abbildungen zeigen, dass sich die Fortsätze aus der Wand des Hypophysensäckchens durch Auswachsen des Epithels zu soliden Schläuchen entwickeln. Die Ursache der Schlauchbildung sucht W. Müller vom umgebenden gefässreichen Bindegewebe abzuleiten. In diesem liegen viele kleine Aeste der naheliegenden inneren Carotiden, welche sich sammt ihrer Adventitia an die Wand des Hypophysensäckchens anlegen, so dass dessen Epithel während der Vermehrung nothwendig in kleinen zapfenartigen Erhebungen auswachsen muss. Die Zapfen verlängern sich dann zu soliden Schläuchen und nehmen das gefässreiche Bindegewebe in ihren Zwischenräumen auf. Gleichzeitig mit diesem Vorgang verengt sich das ursprüngliche Lumen des Hypophysensäckchens, bis sich nur Reste desselben erhalten.

Ich verlasse jetzt die Bildung der Hypophyse bei Vögeln, weil mit ihr keine wesentliche Veränderung mehr vor sich geht. Die beiden Keilbeinknorpel vereinigen sich, der Gang atrophirt, die Drüsenschläuche verlängern sich und damit ist der Prozess beendet. Etwas verwickelter ist der Vorgang bei Säugethieren.

Die letzte Abbildung, die ich von einem 16 Mm. langen Kaninchenembryo gab (Fig. 7), zeigte, dass die Längsaxe des Hypophysensäckchens in einem stumpfen Winkel nach unten und vorn geknickt war. Die nächste Veränderung ist nun die, dass das Epithel am unteren Theile des Säckchens an der Stelle, wo es sich mit dem Gang verbindet, zu einem soliden Fortsatz nach vorn und oben auswächst.

Fig. 11 zeigt diesen Fortsatz von einem 2 Ctr. langen Kaninchenembryo. Die Gesichtskopfbeuge ist ihrer Ausgleichung nahe, Spheno-occipital- und Spheno-ethmoidaltheil bilden miteinander einen, gegen früher sehr stumpfen Winkel. Der Trichterfortsatz (i) ist 0,22 Mm. lang, 0,07 Mm. breit, besitzt im Innern einen schmalen centralen Gang, besteht innen aus cylindrischen, diesen anliegend aus rundlichen Zellen; die äusserste Schicht bildet eine homogene feingranulirte Masse, in die vom umgebenden Bindegewebe Gefässe hineinziehen. Die Scheide der a. basilaris (b) ist 0,04 M. dick, der mittlere Schädelbalken (k) bedeutend verdünnt, in gänzlichem Uebergang zur

Adventitia der Basilararterie begriffen. An der Schädelbasis sind Spheno-occipital- (o) und Spheno-ethmoidalknorpel (e) deutlich zu erkennen, ihre Peripherie durch das anliegende Perichondrium vom umgebenden Bindegewebe scharf getrennt. Am hinteren Keilbeinknorpel erhebt sich ein zungenartiger Fortsatz als werdende Sattellehne (d_1) nach aufwärts. Die beiden Knorpel haben sich einander so sehr genähert, dass nur eine 0,02 Mm. schmale Spalte zwischen ihnen geblieben ist, in der der 0,015 Mm. dünne Hypophysengang (g) gegen den Schlund zieht. Die Wirbelsaite (ch) liegt im untersten Theil des Spheno-occipitalknorpels, das Perichondrium unmittelbar berührend, verlässt dann das Perichondrium, bettet sich in den Knorpel ganz ein und endet nach zwei schwachen bogenförmigen Biegungen am Grunde der Sattelgrube scharf abgerundet, und das Perichondrium berührend. Sie besteht aus einem von 4—5 μ grossen protoplasmareichen Zellen gebildeten Strange, und einer 2—3 μ dicken glashellen Scheide; letztere begleitet den Strang bis zum Perichondrium und ragt in dieses hinein. Die Hypophyse (h) ist einem Halbmond nicht unähnlich und besteht aus einem dickeren mittlern Theil und zwei flügelartigen Fortsätzen. Im Körper und im hintern Theil hat sich die Höhle des gewesenen Hypophysensäckchens erhalten, der vordere nach aufwärts gekrümmte Fortsatz (p_1) ist solid. Unmittelbar um das scharf contourirte Lumen liegen einige Lagen cylindrischer Epithelien, dann folgen rundliche und vieleckige Zellen, die gegen das Bindegewebe ebenfalls mit einem scharfen Saum aufhören. Aus ähnlichen Zellen besteht der Fortsatz (p_1). Entsprechend der Stelle, wo das vorwärts geneigte Lumen des Säckchens aufhört, beginnt der 0,01 Mm. dünne Hypophysengang (g) und zieht in der schmalen Spalte zwischen beiden Keilbeinknorpeln in schwachen Biegungen nach abwärts, wo er mit dem Epithel der Rachenhöhle in Verbindung steht. Ein centrales Lumen ist nicht mehr zu sehen. — Die nächste Umgebung um die Hypophyse bildet ein dichtes gefässreiches Bindegewebe; besonders in jener Aushöhlung sind viele Querschnitte grosser Gefässe vorhanden, die zwischen beiden Seitenflügeln des gebogenen Gebildes liegt.

Um zu sehen, was mit dem nach vorwärts gekrümmten Fortsatz der Hypophysenanlage geschieht, müssen wir einige ältere Embryonen beschreiben; die Vergleichung mit den jüngeren wird dann den ganzen Prozess klar machen.

Bei einem Kaninchenembryo von 3 Ctr. Länge (Fig. 12) sieht man an einem medianen Längsschnitt der Schädelbasis folgendes: Die Scheide der Basilararterie (b) ist sehr schwach, der mittlere Schädelbalken (k) auf einen verhältnissmässig kleinen konischen Fortsatz reducirt. Beide bestehen aus spindelartigen Zellen und feinen Bindegewebsfibrillen. Der Trichterfortsatz (i) ist 0,25 Mm. lang, 0,08 Mm. breit, nach unten zu etwas kolbig erweitert, im Innern mit einem schmalen centralen Lumen versehen. Hier liegen cylindrische Zellen, deren lange Ausläufer in die nächstfolgende Lage von rundlichen Zellen hineinragen. An der Peripherie folgt eine feingranu-

lirte zellenlose Masse. Spheno-ethmoidal- (e) und Spheno-occipitalknorpel (o) sind schon vereinigt, von der schmalen Spalte zwischen ihnen und dem Drüsenausführungsgang sieht man nichts mehr. Der vordere Keilbeinknorpel hat einen hügelartigen Aufsatz, so dass durch diesen und die knorplige Sattellehne die Sattelgrube gebildet wird. Die Wirbelsaite (ch) hat ihren gleichmässigen Durchmesser verloren, ist bei der S-artigen Biegung am Grunde der Sattellehne am dicksten (0,04 Mm.), und endet mit einer nach abwärts gekrümmten feinen Spitze 0,07 Mm. weit vom Perichondrium der Sattelgrube. Die Hypophyse (h) liegt in der flachen Sattelgrube, ihre Gestalt hat sich von jener im vorigen Stadium nicht viel verändert, nur der zungenförmige Fortsatz nach vorn ist etwas länger und anders geworden. Im hinteren Theil der Drüse ist die centrale Höhle noch ganz enthalten, davon geht nach vorn in den Fortsatz eine kleine Verlängerung hinein. Der zungenförmige Fortsatz (p_1) ist in gänzlicher Umwandlung begriffen zu 0,015 Mm. dicken, soliden und gewundenen Drüsenschläuchen. Im Zwischengewebe liegen die Durchschnitte weiter Arterien. Eine ähnliche Umwandlung zeigt die vordere Wand der gewesenen Tasche, auch von dieser sprossen ähnliche Drüsenschläuche vor. Durch diesen Vorgang ist die Mulde an der obern Fläche der Hypophyse kleiner als früher, und die Gefässe, die darin lagen, sind in die Zwischensubstanz der Drüsenschläuche hineingezogen. Unverändert im Vergleich zum vorigen Stadium ist also nur die hintere Wand der Tasche geblieben, die innen aus einigen Lagen cylindrischen, aussen aus rundlichen Zellen besteht. Sie ist von der vorderen Wand des Trichterfortsatzes (i) durch zwischenliegendes Bindegewebe getrennt. Am Grunde der Sattelgrube liegt ein reiches Venengeflecht.

Durch Vergleichung dieser Figur mit Fig. 11 ergibt sich der Entwicklungsmodus bei Säugethierembryonen und durch Vergleichung mit Fig. 10 das Abweichende von Vögelembryonen. Wir sahen, dass beim Vogel (Fig. 10) die Bildung der Drüsenschläuche von beiden Wänden des in Abschnürung begriffenen Hypophysensäckchens ausgeht, und dadurch bewirkt wird, dass Aeste der inneren Carotiden gegen das Epithel Schlingen treiben, welch letzteres dann zu schlauchartigen Bildungen auszuwachsen genöthigt ist. Bei Säugethierembryonen bilden sich die Drüsenschläuche ebenfalls aus dem Epithel des Hypophysensäckchens, jedoch nur an gewissen Stellen, und diesem Vorgang geht eine Aufwärtsbeugung des unteren Theiles und Auswachsen zu einem soliden Zapfen (Fig. 11 p_1) voran. Erst wenn diess geschehen ist, bildet sich der Fortsatz und die vordere Wand des Säckchens zu drüsenartigen Schläuchen um (Fig. 12 p_1). Dabei sind Aeste der inneren Carotiden betheiligt, besonders jene, die in der Mulde der halbmondförmig gebogenen Hypophyse ein starkes Geflecht bilden. Indem das Epithel sich vermehrt, wächst es

zwischen die Gefässschlingen in Form drüsenschlauchartiger Gebilde hinein und nimmt die Gefässe sammt Adventitia in ihr Inneres auf.

Die letzte Veränderung besteht in der Ausfüllung der oberen Delle durch Drüsenschläuche und in der Abschnürung der Schläuche zu isolirten Gebilden.

Wenn diess geschehen ist, sieht die Hypophyse so aus, wie es Fig. 13 von einem 4 Cm. langen Kaninchenembryo zeigt. An der Schädelbasis ist der Verknöcherungsprozess an den betreffenden Stellen der Keilbeine und Hinterhauptsbeine bereits im Gange, nur die mittlere Gegend (Gegend der Sattellehne) ist noch knorpelig. In letzterer liegt die bedeutend veränderte Chorda (s. davon später). Mittlerer Schädelbalken (k) und a. basilaris sind wie früher, ersterer bildet einen mit breiter Basis auf dem Trichter aufsitzenden bindegewebigen Fortsatz. Die Hypophyse (h) liegt in der Sattelgrube, einen horizontal liegenden, nach unten convexen Körper bildend, dessen vorderes Ende zu einem kleinen, gegen das Chiasma gerichteten Fortsatz (p_1) ausgezogen ist. Sie besteht aus gewundenen, 0,018—0,03 Mm. weiten und verschieden langen Schläuchen, die aussen von einer feinen Drüsenmembran umgeben sind, im Innern polygonale und rundliche 4—5 μ grosse kernhaltige Zellen zeigen. Oft sind die Zellen radienförmig angeordnet, doch berühren sie sich meist so sehr, dass ein schmaler centraler Gang kaum zu erkennen ist. Zwischen den Drüsenschläuchen liegt spärliches Bindegewebe und äusserst zahlreiche Gefässe, die jeden Schlauch umspinnen. In dem kleinen Fortsatz nach vorn (p_1) sind die Drüsenschläuche mehr regelmässig und parallel angeordnet. Im hinteren, dem Infundibulum (i) anliegenden Theil der Drüse hat sich die ursprüngliche Höhle noch erhalten und bildet eine schräg nach rückwärts ziehende, 0,03 Mm. weite Spalte, von der nach unten eine schmale Nebenspalte zwischen die Drüsenschläuche hineinzieht. Offenbar ist diess der Rest der nach vorn geneigt gewesenen Höhle (vergl. Fig. 11). Die hintere Wand der früheren Hypophysentasche hat ihr radiär gestreiftes Aussehen noch behalten und besteht aus cylindrischen und runden Zellen, — ähnlich sind die Zellen der vorderen Wand, nur bilden sie eine dünnere Lage. Die hintere, nach oben gekehrte Wand der Hypophyse liegt dem Trichterfortsatz (i) an, von diesem durch spärliches Bindegewebe getrennt. Der Trichterfortsatz erstreckt sich bis zur vorderen Wand der Sattellehne, ist nach unten keulenförmig verdickt, solid und enthält nur im untersten Theile einige kleine Höhlen. Der Trichter besteht aus spindelartigen Zellzügen und Fibrillen, die sich in vieler Richtung durchkreuzen, — dazwischen aus rundlichen Zellen.

Die Mulde der früher halbmondförmig gekrümmten Hypophyse ist also mit Drüsenschläuchen ganz ausgefüllt, die Hypophyse bildet einen soliden Körper, an dem nach vorn gegen das Chiasma ein kleiner konischer Fortsatz zieht. Die hintere Fläche des Drüsenkörpers ist concav und umgibt halbmondförmig den Trichterfortsatz.

Nur im hintern Theil der Drüse haben sich Reste der ursprünglichen Höhle erhalten. Der grösste Theil der Drüsenschläuche ist von seiner Ursprungsstätte abgeschnürt, bildet gewundene, nur mit einem schmalen centralen Gang versehene Epithelschläuche, umgeben von einer zarten membrana propria. Die Abschnürung der Drüsenschläuche wird durch das gefässreiche Bindegewebe bewirkt, indem es den Zusammenhang der auswachsenden Schläuche mit der Ursprungsstätte trennt, wenn erstere eine gewisse Länge erreicht haben. Die Arterien erhält dann die Drüse von naheliegenden kleinen Aesten der inneren Carotiden, die zumeist in den zungenförmigen Fortsatz eintreten, die Venen münden in das Geflecht am Boden der Sattelgrube.

12. Der Trichterfortsatz.

Es erübrigt noch Einiges über den hintern Lappen der Hypophyse, den sog. Trichterfortsatz (processus infundibuli cerebri) anzuführen.

Die erste Bildung des Trichterfortsatzes beim Kaninchenembryo wurde schon beschrieben und erwähnt, dass dieser zuerst eine eingeknickte Stelle der Zwischenhirnbasis sei (Fig. 4), eingekeilt zwischen Hypophysentasche und mittleren Schädelbalken. Diese eingeknickte Stelle bleibt dann im Wachsthum im Verhältniss zur Zwischenhirnbasis zurück und bildet eine Zeit lang einen kleinen conischen Fortsatz über dem blinden Ende des Hypophysensäckchens (Fig. 5, 6 u. 9), von diesem durch spärliches gefässhaltiges Bindegewebe getrennt. Sie besteht aus ähnlichen runden kernhaltigen Zellen, wie das centrale Nervensystem in den ersten Stadien überhaupt. Wenn sich dann der Fortsatz verlängert, rückt er an der hintern Wand des Säckchens herunter und drückt diese eine Strecke weit ein (Fig. 7). Der Fortsatz besitzt jetzt noch immer einen schmalen centralen Gang, um den sich die Cylinderzellen radiär gestellt haben, während die äusseren rund geblieben sind. An diese Schichten legt sich während der nächstfolgenden Verlängerung des Trichterfortsatzes aussen eine feingranulirte homogene Masse an, in der gar keine Kerne oder zellenähnliche Bildungen zu sehen sind, in das aber vom umgebenden Pialgewebe viele kleine Gefässe hineinziehen. Gleichzeitig beginnt der Fortsatz seine conische Gestalt aufzugeben, er verdickt sich unten keulenförmig (Fig. 12 u. 13).

Der centrale Hohlgang obliterirt durch Verwachsen der Wände, nur unten erhalten sich Reste derselben, bedeckt von Cylinderepithelien (Fig. 13). Mit dem Einwachsen von Blutgefässen aus dem angrenzenden Pialgewebe häufen sich in der Substanz des Fortsatzes spindelartige Zellen mehr und mehr an, und ordnen sich in Bündel. Durch diese Wucherung des adventitiellen Gefässgewebes gehen die ursprünglichen rundlichen Zellen des Centralnervensystems mehr und mehr zu Grunde, und erhalten sich nur in einzelnen Nestern haufenweise.

Ich leite also mit W. Müller die Umwandlung des Trichterfortsatzes zu einem bindegewebigen Anhang des Centralnervensystems als bedingt von der Wucherung des adventitiellen Gefässgewebes her. W. Müller vergleicht die bündelartige Anordnung dieser Zellen mit dem Bau von Spindelzellensarkomen. So lange im Trichterfortsatz keine Gefässe zu sehen sind, behält er die ursprüngliche Structur des Centralnervensystems bei, sobald diese hineinwuchern, wandelt er sich langsam zu einem bindegewebigen Anhang des Centralnervensystems um.

So zeigen sich die Verhältnisse des Trichterfortsatzes bei Säugethieren. Bei Vögeln dagegen ist die Wucherung des Bindegewebes keine so bedeutende, wie bei Säugern, und es erhalten sich die ursprünglichen rundlichen Bildungszellen des Centralnervensystems in langen Zügen. Dadurch sieht der Trichterfortsatz eigenthümlich, wie aus gewundenen Gebilden zusammengesetzt aus.

Der Trichter des Vogels hat also seine embryonale Structur mehr bewahrt, als jener der Säugethiere. Je tiefer wir in der Wirbelthierklasse heruntersteigen, um so mehr findet diess statt. Bei Fischen soll der Trichter ein unverkennbarer Hirntheil sein.

13. Die letzten Veränderungen der Wirbelsaite in der Schädelbasis.

Wir verliessen die Wirbelsaite dort, wo sie als ein aus protoplasmareichen polygonalen kernhaltigen Zellen gebildeter Strang in der häutigen Schädelbasis eingebettet an der hintern Wand der Hypophysentasche abgerundet aufhörte (Fig. 6). Sie war begleitet von der sehr schmalen hellen Chordascheide. Dort erwähnte ich auch die Gründe, warum die Chordascheide als eine feste Hülle,

und nicht als ein mit Flüssigkeit gefüllter Kanal wie es Dursy will, aufgefasst werden muss.

Wenn sich nachher das umgebende embryonale Bindegewebe durch Ansammlung einer hellen Intercellularsubstanz zu Knorpel umzubilden anfängt, legt sich letzterer um die Chorda bei Kaninchenembryonen derartig an, dass die untere Chordafläche mit dem Perichondrium des Hinterhauptbeins in fortwährender Berührung bleibt und nur dessen obere und seitliche Fläche in den Knorpel eingebettet wird (Fig. 11). Der vordere Theil der Chorda erhebt sich aus dem Knorpel und endet nach zwei wellenartigen Biegungen nahe dem Perichondrium der Sattellehne. Jenseits des Perichondriums der Sattellehne erstreckt sich die Chorda nach Atrophirung ihrer Spitze nie [1]). Die Chordazellen sind jetzt 4—5 μ gross, polygonal, eng aneinander liegend, ohne alle Intercellularsubstanz. Die Scheide ist 2—3 μ dick, die nächsten Knorpelzellen liegen ihr flach an.

Die Chorda hatte bisher überall einen gleich weiten Durchmesser. Jetzt beginnt sie sich an einzelnen Strecken zu verdicken, an andern zu verdünnen (Fig. 12), und zwar verdickt sie sich besonders an der ersten bogenförmigen Biegung, während das vorderste Ende sich fein zuspitzt und unweit des Perichondriums in der Intercellularsubstanz des Knorpels unkenntlich verliert. Die Chordazellen sind an den Stellen der Verdickungen vergrössert, ihr Inhalt heller geworden, aber noch immer kernhaltig.

Bei eintretender Verknöcherung schwillt die zweite S-artige Biegung der Chorda zu einer, in seltenen Ausnahmsfällen auch zu zwei quergestellten Scheiben an. An der Stelle der Scheiben musste also die Knorpelsubstanz weichen. Hätte Dursy hinsichtlich seines Chordakanales Recht, so liesse sich annehmen, dass der Chordastrang zuerst den Kanal ausfüllt, — die Chordascheide verdickt sich aber an dieser Stelle im Verhältniss mit der Vergrösserung

---

1) Dasselbe behauptet Dursy. Um so eigenthümlicher finde ich bei ihm eine Angabe (O. c. p. 35), wonach bei einem 2,2 Cm. langen Rindsembryo, wo die Schädelbasis schon knorplig war, und nur mehr ein schmaler Bindegewebsstrang beide Knorpel trennte, die Chorda bis dahin eindrang und nach zwei korkzieherartigen Windungen zugespitzt unter dem vorderen Lappen der Hypophyse endete. »Er hatte sich also bereits von seinem Endkopf abgeschnürt, von welchem um diese Zeit nichts mehr zu sehen war«. Ich fand, dass die Chorda sich nie bis zum Bindegewebsstreif zwischen beiden Knorpeln erstreckt (vgl. Fig. 7 u. 11).

der Scheiben, eine Erscheinung, die eben nicht zu Dursy's Gunsten spricht.

Fig. 13 zeigt den gewöhnlichen Fall mit einer Scheibe bei einem 4 Cm. langen Kaninchenembryo. An der knorpeligen Schädelbasis hat die Knochenbildung an zwei Stellen begonnen: der vordere, an der Basis der Sattelgrube gelegene Kern bildet den Verknöcherungskern des hinteren Keilbeinkörpers (s_1), der hintere jenen des Hinterhauptbeinkörpers (o). An der Peripherie beider sieht man die periostale Knochenablagerung. Zwischen beiden Kernen ist die Gegend der Sattellehne noch knorplig. Beim Uebergang gegen die Knochenkerne sind die Knorpelzellen reihenweise geordnet und werden immer grösser. Die Wirbelsaite ist im Verknöcherungskern des Hinterhauptbeins ganz unkenntlich, man erkennt sie erst dort, wo sie jenseits der Verknöcherungsgrenze austritt. Hier hat die Chorda einen Durchmesser von 6 μ, schlägt dann eine nach aufwärts gewendete Richtung ein und verdickt sich zu einer 0,075 Mm. breiten Scheibe. Dann verjüngt sie sich und bildet an der Basis der Sattellehne einen grossen, nach abwärts gewendeten Bogen. Der vordere Schenkel des Bogens verdünnt sich allmählich und endet mit einer fadenförmigen Spitze in der Intercellularsubstanz des Knorpels. Die Chordascheide ist 6—9 μ dick und am stärksten (0,012 Mm.) um die scheibenförmige Verdickung des Chordastranges.

Fig. 14 zeigt einen Fall mit zwei knotenförmigen Verdickungen, von einem ähnlichen Embryo, wie vorhin. ch_2 entspricht der für gewöhnlich vorkommenden Soloscheibe, ch_1 ist die ausnahmsweise vorkommende Verdickung. Solche Fälle mit zwei Verdickungen müssen aber sehr selten sein, denn ich fand unter vielen Präparaten nur diesen einzigen.

Die Chordazellen sind jetzt der Scheibe entsprechend sehr vergrössert, ihr Inhalt hell homogen, die Kerne grösstentheils zu Grunde gegangen. An den dünneren Stellen sind die Zellen platt. Der Rand des Chordastranges ist nicht mehr so lineal gerade wie früher, sondern einzelne der Zellen stehen gegen die Chordascheide vor, so dass der Strang jetzt eine unebene gezackte Contour besitzt [1]).

Dabei ist zu bemerken, worauf Dursy aufmerksam gemacht hat, dass das Verhältniss der Chorda zum hinteren Keilbein ein anderes ist, als zum Hinterhauptsbein. Bei letzteren liegt die Chorda theilweise wenigstens im Verknöcherungskern und geht auch dort

1) Auch Dursy kennt diese unebene Contour der Chorda, beschreibt sie aber höchst eigenthümlich. »Die Chorda verliert ihre gleichmässige Begrenzung, wird zerfetzt und zerbröckelt, macht jetzt den Eindruck eines in Rückbildung und Zertrümmerung befindlichen Gebildes« (O. c. p. 25).

zu Grunde. Der Verknöcherungskern des hinteren Keilbeins liegt aber vom Chordaende weit weg, er nähert sich ihr erst später [1]).

Die Chordazellen vergrössern sich an den erweiterten Stellen, an den dünnen flachen sie sich zu platten Schuppen ab. An ersterer Stelle erhalten sie sich so lange, bis die Verknöcherung dahin fortschreitet. An letzterer Stelle gehen sie sammt der umgebenden Scheide zu Grunde. Wie diess geschieht, lässt sich an noch so feinen Schnitten nicht erkennen. Dursy will sie auch in den Verknöcherungskernen der Wirbelkörper an feinen Längsschnitten eine Zeit lang erkannt haben, und folgert daraus, dass die Chorda nicht vor der Verknöcherung zu Grunde geht, wie es Gegenbaur für die Säuger behauptet hat. Im Epistropheus und Zahnfortsatz fand ich dasselbe, allein im Hinterhauptsbein konnte ich die Chorda bei Kaninchenembryonen im Knochenkern nicht erkennen. Gewiss ist, dass sich die Chordazellen nie mit den Knorpelzellen mischen, sie gehen im Knorpelgewebe einfach zu Grunde. Die Chordazellen waren also gleich von Anfang an vom Bindegewebe getrennt und bleiben es auch bis zu Ende, was ich ebenfalls mit ihrer eigenthümlichen, vielleicht epithelialen Natur in Zusammenhang bringe.

Welche Bedeutung besitzen die scheibenförmigen Erweiterungen hinter der Sattellehne?

Wenn Eine vorhanden ist, so liegt diese gerade an der Stelle der späteren Synchondrosis spheno-occipitalis. Schon H. Müller [2]) wusste, dass die Synchondrosis spheno-occipitalis einer Zwischenwirbelscheibe gleichwerthig ist. In beiden erhält sich die Wirbelsaite, nur geht sie in der Synchondrosis spheno-occipitalis bei eintretender Verknöcherung zu Grunde, während sie sich in den Zwischenwirbelscheiben erhält.

Wie sich die ausnahmsweise vorkommenden zwei Verdickungen mit der Theorie der Zwischenwirbelscheiben vertragen, ob sie bloss einer oder zwei Zwischenwirbelscheiben entsprechen, weiss

---

1) H. Müller meinte, dass die Chorda in den Verknöcherungskern des hinteren Keilbeinkörpers eintritt. Dursy machte auf den Irrthum aufmerksam. O. c. p. 40.

2) H. Müller: »Ueber das Vorkommen von Resten der Chorda dorsalis bei Menschen nach der Geburt und über ihr Verhältniss zu den Gallertgeschwülsten am Clivus« Zeitschrift f. rat. Medizin v. Henle u. Pfeufer, R. 3. Bd. II. 1858.

ich vorderhand nicht genauer anzugeben. Der Analogie nach zu schliessen, müsste das letztere angenommen werden. Das seltene Vorkommen derselben könnte dann als ein Rückschlag auf Ahnen angesehen werden.

Eine ähnliche scheibenförmige Verdickung findet sich oberhalb der Spitze des Zahnfortsatzes. Fig. 13 zeigt auch den Längsschnitt der zwei ersten Halswirbel von einem 4 Ctr. langen Kaninchenembryo. Die Verknöcherungskerne des hintern Keilbeins und Hinterhauptbeins sind in Bildung begriffen. Der zweite Halswirbel besitzt zwei Verknöcherungskerne, den untern für den Körper (e_1), den oberen für den Zahnfortsatz (d_2). Vor dem Zahnfortsatz liegt der Durchschnitt des vorderen Atlasbogens (a_1). Die Wirbelsaite durchzieht alle Verknöcherungskerne vom Körper des Epistropheus bis zur Sattellehne und ist nur im Hinterhauptsbein ganz unkenntlich. Man sieht an ihr 3 scheibenförmige Verdickungen: eine an der Stelle der späteren Synchondrosis spheno-occipitalis (ch_1), die zweite im Bindegewebe oberhalb des Zahnfortsatzes (ch_2), die dritte zwischen Zahnfortsatz und Körper des Epistropheus (ch_1).

Anhang.

Die Chorda des Amphioxus lanceolatus.

Die nicht übereinstimmenden Angaben, welche in letzter Zeit von drei Seiten (W. Müller, Stieda, Kossmann) über die Chorda des Amphioxus veröffentlicht worden sind, veranlassten mich dieses interessante Organ ebenfalls zu untersuchen. Herr Prof. Waldeyer hatte die Güte mir mehrere in Alkohol, Pikrinsäure und Müller'scher Lösung erhärtete Thiere, die er vor 1½ Jahren in Neapel gesammelt, zu überlassen. Die in Alkohol, besonders aber in Müller'scher Lösung erhärteten Exemplare fand ich zur Untersuchung besonders günstig, während die in Pikrinsäure und nachher in Alkohol gelegenen etwas verschwommene Bilder darboten.

Ich werde mich bei der Beschreibung zuerst an das halten, was ich selbst gesehen und nachher zur Vergleichung darüber berichten, was die Ansichten anderer Autoren betrifft.

Der Querschnitt der Amphioxuschorda ist elliptisch, mit grösserem Höhen- als Breitendurchmesser. Sie misst bei Thieren von 45 Mm. Länge 0,65 Mm. in der Höhe, 0,45 Mm. in der Breite. An Alkoholpräparaten nimmt der Höhendurchmesser zu und das

Gebilde (respective die Scheide) besitzt oft an der dorsalen und ventralen Fläche einen bogenförmigen Vorsprung. An Chromsäurepräparaten behält der Stab mehr die natürliche elliptische Form.

Man muss an der Chorda die Scheide und den Inhalt oder die eigentliche Chordasubstanz unterscheiden.

Die Scheide ist ziemlich stark (bei 45 Mm. langen Thieren 0,02 Mm.) und zeigt an Querschnitten eine concentrische Schichtung. Sie besteht aus Fasern, die ich für bindegewebige erkläre, weil man an manchen Stellen, besonders oben von den dorsalen, das Rückenmark umschliessenden Platten aus, eine direkte Fortsetzung der Bindegewebsfasern in die Fasern der Chordascheide wahrnehmen kann. Nach Aussen zu liegt an der concentrisch geschichteten Scheide ein dünner Belag von meist der Länge nach verlaufenden Fasern (sceletogene Chordascheide), der an der dorsalen und ventralen Fläche des Organs sich zu einem stark prominirenden Rande verstärkt. In der Mitte ist das Band am höchsten (0,01 Mm.), seitwärts plattet es sich ab. Es färben sich diese Längsstreifen mit Tinctionsmitteln gerade in derselben Nuance roth oder blau wie die concentrische Chordascheide und an Längsschnitten erkennt man, dass sie aus sagittal verlaufenden Fasern bestehen. Zellen oder kernähnliche Gebilde konnte ich in der Scheide nirgends erkennen. An Querschnitten findet man regelmässig Bündel von Fasern, die als Fortsetzungen der gleich zu beschreibenden Fasern der Chordasubstanz die Scheide vis-à-vis der Anheftung der Dorsalplatten durchsetzen, respective in die Chordascheide hineingesteckt sind. Ueber dieses sonderbare Factum geben besonders Längsschnitte Auskunft. An Sagittalschnitten, die in der Länge der Anheftung der Dorsalplatten geführt werden, sieht man ausser einer regelmässigen feinen Querstrichelung in der Chordascheide in nicht ganz regelmässigen weiteren Abständen (0,03—0,05 Mm.) grössere Löcher, (4—6 μ) eigentlich Substanzunterbrechungen der Chordascheide, in welche Faserbündel der Chordasubstanz hineingesteckt sind. Ausser diesen grösseren Löchern, die aber nur beiderseits längs der Anheftung der Dorsalplatten vorkommen, ist die Chordascheide überall in ganz kleinen (2 μ) Abständen von feinen hellen Linien durchsetzt (nicht zu verwechseln mit den von W. Müller beschriebenen Porenkanälchen), deren Bedeutung mir unklar geblieben ist.

An der Chordasubstanz selbst sind zwei Bestandtheile zu unterscheiden: die aus Fasern gebildeten Chordascheiben und eigen-

thümliche Zellen an der dorsalen und ventralen Fläche des Organs, dicht der Innenfläche der Chordascheide anliegend. Es befinden sich nämlich an letzteren Stellen zerstreut platte Zellen in einer Lage, deren obere Fläche unmittelbar der Innenfläche der Chordascheide anliegt, während die Ränder und die untere Fläche sich in eine Anzahl von Fortsätzen auszieht, welche theils mit jenen der benachbarten Zellen anastomosiren, so dass ein ganz regelmässiges Netzwerk, etwa dem reticulären Bindegewebe ähnlich, zu Stande kommt, theils sich lange ausziehend jenseits dieses Netzes den horizontalen oder etwas schräg verlaufenden Fasern der Chordascheiben beigesellen. Von der Fläche gesehen sind diese Zellen durchschnittlich 5 μ breit, 10 μ lang. Die erwähnten Fortsätze der Zellen sind besonders gut an Alkoholpräparaten zu sehen, wo sich die dorsale Seite der Chorda oft zu einem buckelförmigen Aufsatz erhebt und so ein ovaler Raum von 0,014 Mm. Höhe und 0,06 Mm. Breite zwischen Chordascheide und Chordaplatten entsteht, in welchem an Querschnitten die anastomosirenden Fortsätze der Zellen leicht zu erkennen sind. Die Zellen und das Netzwerk lassen sich auch schön an horizontalen Flächenschnitten zur Ansicht bringen, die mit Haematoxylin gefärbt werden. An solchen erkennt man, dass die Zellen in die Länge, also parallel der Chorda, gestreckt sind und keine continuirliche Lage bilden, sondern zerstreut daliegen. An Schnitten aus höherer Ebene erhält man mehr Zellen, an solchen aus tieferer Ebene mehr Netzwerk. Aehnliche Zellen liegen auch an der ventralen Fläche des Organs, nur sind sie hier kleiner und in geringerer Zahl vorhanden.

Die grösste Masse der Chordasubstanz besteht aus vertical liegenden Querscheiben von 4 μ Dicke, zwischen welchen mit zäher Flüssigkeit gefüllte Spalten vorhanden sind. Die Flüssigkeit gerinnt bei Alkoholeinwirkung und färbt sich dann mit Haematoxylin intensiv blau. Aus letzterem Umstande vermuthe ich, dass es eine collagene Substanz ist. Die Scheiben bestehen aus horizontal liegenden Fibrillen, welche gerade oder gebogen zwischen beiden Innenflächen der Scheide befestigt und in der vertikalen Richtung des Organs durch eine Kittsubstanz zu Scheiben verklebt sind. Kerne oder ähnliche Körper sind in den Fibrillen weder an der Anheftungsstelle, noch im übrigen Verlaufe vorhanden. An Chrompräparaten ordnen sich die Fibrillen in Bündel. Tinctionsmittel, besonders Karmin, wirken auf die Scheiben kaum ein, wäh-

rend die Scheide sich intensiv färbt. An Sagittalschnitten erkennt man die Zusammensetzung der Scheiben aus quer durchgeschnittenen Fibrillenbündeln, man sieht aber auch, dass die Ränder der Scheiben lineal scharfe Contouren besitzen, und an manchen Stellen hat es fast den Anschein, als wären die Oberflächen der Scheiben mit feinen Membranen belegt. Man findet nämlich an Sagittalschnitten Stellen in den Scheiben, wo die Faserbündel fehlen und die Scheiben bloss aus einer ganz dünnen hellen Substanz bestehen. Zur Erklärung solcher Bilder bleibt nichts übrig, als anzunehmen, dass da bloss Kittsubstanz vorhanden ist, die den schmalen Zwischenraum zwischen den beiden sich fast berührenden Membranen ausfüllt.

Wie zu sehen, ist die Chorda des Amphioxus ganz anders beschaffen, wie jene der übrigen Wirbelthiere. Versucht man eine Parallele zu ziehen, so müssen Scheide und Inhalt beider mit einander verglichen werden. Die Scheide der Amphioxuschorda ist ebensowenig eine Cuticularausscheidung, wie jene der höheren Wirbelthiere, sondern eine Bindegewebsbildung. Eine andere und zwar wichtigere Frage ist aber die, welche von den Chordabestandtheilen des Amphioxus der Chordasubstanz der höheren Wirbelthiere entspricht? In dieser Beziehung hat letzthin Kossmann die Ansicht ausgesprochen [1]), dass die eigentliche Chorda des Amphioxus jene erwähnte Zellenlage an der dorsalen Seite des Organs wäre, während die Chordascheiben als cuticulare Chordascheide aufgefasst werden müssen, welche sich unsymmetrisch an der ventralen Seite des Organs angelagert hat.

Ich glaube, dass diese Ansicht nicht genügend begründet ist, denn abgesehen davon, dass jene Zellen schon bei W. Müller ganz gut beschrieben sind [2]), der auch ihre Fortsätze erkannte, was Kossmann entgangen ist, ferner ähnliche Zellen trotz dem Absprechen Kossmanns an der ventralen Fläche des Organs vorkommen, so ist letzteres Verhalten mit der Kossmann'schen Hypothese nicht in Einklang zu bringen und könnte eine endgültige Aufklärung über diesen Punkt nur die Entwickelungsgeschichte geben, deren Resultate aber bis jetzt, nach den Angaben von Kowalevsky zu schliessen, mit dem ausgebildeten Gewebe der Chorda nicht in vollen Einklang zu bringen sind. Wenn wir dessenungeachtet nach einer Erklärung

1) Kossmann, Bemerkungen über die sogenannte Chorda des Amphioxus. Verhandl. der Würzb. phys.-med. Gesellschaft Bd. VI.

2) W. Müller, Ueber den Bau der Chorda dorsalis. Jena'sche Zeitschrift, Bd. VI.

suchen, so halte ich die Ansicht von W. Müller, der auch Stieda gefolgt ist, für viel annehmbarer, dass nämlich die Wirbelsaite des Amphioxus aus Zellen entstanden ist, die sich an der dorsalen und ventralen Fläche des Organs mehr weniger erhalten haben, während die übrigen zu langen Fasern ausgezogen wurden und ein Theil ihres Protoplasma sich zu einer festen Intercellularsubstanz formte, die die Fasern zu Scheiben verkittet.

Eigenthümlich lautet die Beschreibung der Entwicklung der Amphioxus-Chorda von Kowalewsky[1]), die ich hier kurz erwähnen will, weil sie bis jetzt die einzige, auf direkter Beobachtung basirte Angabe ist. Bei 20—24-stündigen Embryonen besteht die Chorda nach Kowalevsky aus einer Reihe von kleinen Zellen, in deren centraler Parthie kleine stark lichtbrechende Körnchen erscheinen, welche allmählig wachsend zu grösseren unregelmässigen Körpern werden. Später hat sich schon eine Chordascheide gebildet (wie?) und die stark lichtbrechenden Körnchen im Centrum der homogenen Substanz wachsen allmählig aus. »Zu gleicher Zeit erscheinen in der homogenen Substanz neue ähnliche Körper, welche sich anfangs ganz in der Nähe der Scheide bilden und dann allmälig auswachsen und sich zwischen die existirenden einschieben. Auf der entgegengesetzten Seite der Chorda geht derselbe Prozess vor sich und die entgegenwachsenden Substanzen verschmelzen; auf solche Weise entsteht endlich eine Reihe von Plättchen, welche die Chorda zusammensetzen.« Kowalevsky beschreibt diesen Modus der Entwickelung nach Beobachtungen an ganzen Embryonen und nicht an Schnittpräparaten; so lange letztere nicht versucht werden, kann die Kenntniss über die Entwicklung der Amphioxuschorda nicht als abgeschlossen betrachtet werden.

Von den Ansichten der übrigen Autoren will ich nur noch drei erwähnen, die in letzter Zeit publicirt worden sind, nämlich die von W. Müller, Stieda und Kossmann.

W. Müller (o. c.) gab unter den Dreien die erste und meiner Ansicht nach die beste Beschreibung von der Chorda des Amphioxus. Nur in der Auffassung der Chordascheide kann ich ihm nicht folgen, die er als eine Cuticularbildung betrachtet und halte ich mit Stieda jene zwei Reihen von Lücken an der dorsalen Seite nicht für Porenkanälchen, sondern für Löcher in der Chordascheide, in denen Bündel von Chordascheibenfasern stecken. W. Müller beschreibt aber ganz richtig die dorsalen und ventralen Vorsprünge an der äusseren Seite der Chordascheide, die alle übrigen Autoren fälschlich für Artefakte erklären, ferner ist er der Erste, der die verästelten Zellen an der dorsalen und ventralen Innenfläche der Chordascheide, ferner die Zusammensetzung der Scheiben aus Fibrillen und den Mangel von Kernen in diesen erkannte.

---

1) Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Mémoires de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg 1867. VII. Série. Tome XI. No. 4.

Stieda[1]) beschreibt die Zellen an der dorsalen und ventralen Fläche ebenfalls, gibt aber eine Abbildung davon (Taf. IV. Fig. 22), welche mit dem wahren Sachverhalte gar nicht übereinstimmt, indem er nämlich an der dorsalen Innenfläche der Chordascheide keine ramificirten Zellen, sondern horizontal liegende Fasern abbildet, die sich in Nichts von den übrigen Fasern der Chordascheiben unterscheiden. Im Verlaufe der zu Fasern ausgestreckten Zellen beschreibt Stieda hie und da Kerne, was ich nicht sehen konnte. Die Zusammensetzung der Scheiben aus langgestreckten faserähnlichen Zellen nimmt er gerade so an, wie W. Müller. Die von W. Müller beschriebenen schlitzförmigen Oeffnungen in der Scheide fasst er in der Weise auf, wie auch ich es beschrieb. An jüngeren Exemplaren sah Stieda sternförmige Zellen, die ganz unregelmässig über den Querschnitt zerstreut, vorherrschend aber im Mittelstück lagen. Diese hält er für die letzten Reste der ursprünglichen Bildungszellen der Chorda. Es sollen sich nämlich nicht alle Zellen der ursprünglichen Chordasubstanz mit einem Male zu Faserzellen umwandeln, sondern allmählig, so dass sich einzelne längere Zeit erhalten. Die Vorsprünge an der dorsalen und ventralen Fläche hält Stieda für Artefacte, hervorgebracht durch die ungleiche Einwirkung des Alkohols. Ich habe diese Vorsprünge regelmässig gesehen und für Längsbänder erklärt. Die Chordascheide hält Stieda für zusammengesetzt aus ringförmigen Faserzügen.

Was endlich Kossmann's Arbeit betrifft (o. c.), so ist darüber nach dem bisher Aufgezählten nur noch Weniges zu berichten. Er meint die eigentliche Chorda des Amphioxus in den Zellen an der Dorsalseite erkannt zu haben. Die Querscheiben der Chordasubstanz hält Kossmann für äquivalent der cuticularen Chordascheide der übrigen Wirbelthiere, die Chordascheide der Autoren für eine Elastica. Die erwähnten Zellen liegen nach ihm in 1—2 Lagen und besitzen keine Fortsätze. An der ventralen Seite des Organs sollen ähnliche Zellen nicht vorkommen. Bei schonender Behandlung war der Raum, den die Chordazellen ausfüllen, fast oval. In gewissen Abständen greift ein aus der Vereinigung mehreren Fibrillen bestehender Stamm von Cuticularsubstanz um das aus Zellen bestehende Chordarudiment herum, das wären die Porenkanälchen von W. Müller in der Cuticula. Diese Vorsprünge muss ich ganz in Abrede stellen und verweise auf das schon Aufgeführte, wonach die Chordazellen verästelt und auch an der ventralen Fläche des Organs vorhanden sind. In Fig. 2 auf Taf. IV zeichnet Kossmann die Zellen einem Epithel ähnlich eng aneinander liegend und unverästelt ab. Solche Präparate erhielt auch ich an Pikrinsäureobjecten, da aber an diesen die übrigen Gewebe etwas verschwommene und undeutliche Bilder darboten, halte ich diese kubische Form der Zellen für ein Artefakt, hervorgebracht durch die Zusammenpressung von Seite der gequollenen Querscheiben. An Präparaten aus Müller'scher Lösung oder Alkohol ist immer an der dorsalen und ven-

---

1) Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg 1873. VII. Série Tome XIX. No. 7.

tralen Fläche ein elliptischer Raum vorhanden, in der die Fortsätze der verästelten Zellen liegen.

Wie aus den Erörterten zu sehen, ist die Chorda des Amphioxus wesentlich verschieden von jener der übrigen Wirbelthiere, so dass man mit Recht fragen kann, ob diese beiden Organe gleichwerthig sind. Physiologisch können sie wohl gleichbedeutend sein, ob sie es aber auch morphologisch sind, das könnte nûr die Entwicklungsgeschichte zeigen. Die kurzen Angaben von Kowalevsky sind in dieser Beziehung mangelhaft. Er gibt bloss an (o. c.), dass die Chorda des Amphioxusembryo sich anfangs als ein Strang von Zellen zeigt, dessen Entstehung er nicht erforschen konnte, der aber wahrscheinlich aus den Zellen des oberen Muskelblattes stammt. Es ist also hinsichtlich der ersten Anlage der Amphioxuschorda so viel wie Nichts bekannt. Darum schliesse ich hier mit der einfachen Bemerkung, dass die Entscheidung dessen, welche von den Chordabestandtheilen des Amphioxus den Chordazellen der übrigen Wirbelthiere entspricht, ob die Chordascheiben (W. Müller, Stieda), oder bloss jene Zellen an der dorsalen Seite des Organs (Kossmann), so lange nicht gefällt werden kann, bis die ganze Entwickelung der Amphioxuschorda, besonders aber die Bildung der Chordascheiben näher gekannt sein wird.

Schlussbemerkungen.

I. Die Chorda.

Die Wirbelsaite ist wahrscheinlich ein Epitelgebilde, dessen Elemente durch Vermittlung des Axenstranges aus dem äussern Keimblatt abstammen. Dafür spricht unter Anderem ihre scharfe Trennung von den Gebilden des mittleren Keimblattes, die sich auch später immer erhält, die glashelle Scheide, wie man sie überall an der Grenze zwischen Bindegewebe und Epithelien antrifft, der gänzliche Mangel einer Intercellularflüssigkeit, die eigenthümlichen Formumwandlungen der Chordazellen und endlich die einem degenerativen Prozesse ähnliche Umwandlung des Zellinhaltes.

Welche Bedeutung ein derartig getrenntes, von den Elementen des Mesoblasts umwachsenes Gebilde besitzen mag, da es selbst bei der Wirbelbildung gar nicht interessirt ist, darüber giebt uns die vergleichende Anatomie Aufschluss. Es ist ein Erbstück von unsern Ahnen, das im Laufe der Vervollkommnung für höhere Wirbelthiere überflüssig geworden ist.

Je niederer ein Wirbelthier, um so stärker ist seine Chorda, bei den wirbellosen Ascidien mag sie eine feste Körperaxe mehr weniger ersetzen. Wenn für uns die Wirbelsaite überhaupt noch eine Bedeutung hat, so muss diese in den frühesten Entwicklungsstadien gesucht werden, wo der weiche Embryonalkörper eine centrale Axe, um die sich die Primitivorgane symmetrisch anlagern, nothwendig hat. Die Wirbelsaite gelangt nur darum in das Innere der Wirbelkörper, weil sich die Wirbelsäule als Stützpfeiler des Körpers, nach der bilateralen Ausbildung der Organe, in der Axe des Körpers anlagert, und nicht weil irgend welcher Zusammenhang bei der Bildung der Wirbelsäule mit der der Chorda stattfindet.

Die Wirbelsaite erreicht nie das vordere Leibesende, sie endet immer dahinter am Boden des Vorderhirnbläschens conisch sich zuspitzend. Der davor liegende Theil der Schädelbasis: der Sphenoethmoidaltheil ist also gleich von Anfang an gegeben und besteht aus spärlich zerstreuten spindelartigen Zellen zwischen Hornblatt und Vorderhirnbläschen.

Während der Ausbildung der Kopfbeuge wird das vordere Ende der Chorda auch gebogen, und sie erstreckt sich jetzt, das blinde Ende der Vorderdarms umkreisend, im obersten Theil der Rückenhaut bis an's Hornblatt. Das Anliegen des Chordaendes an das Hornblatt erhält sich so lange, bis die Hypophysentasche ausgebildet ist und zieht sich während dessen ihr Ende in Folge der Dehnung zu einer feinen Spitze aus. Letztere atrophirt dann im Bindegewebe gänzlich und die Chorda endet jetzt abgerundet am Perichondrium der Sattelgrube. Während der Rückbildung der Kopfbeuge krümmt sich der vordere hakenförmig gebogene Theil der Chorda nach aufwärts, so dass die Chorda jetzt eine S-artige Biegung hinter dem Hypophysensäckchen beschreibt.

Indessen bildet sich auch die Chordascheide als eine feste homogene Hülle um den Chordastrang aus, entstehend aus aufgehellten und verschweissten Bindegewebszellen. Sie ist schon zu einer Zeit vorhanden, wo die Schädelbasis noch ganz bindegewebig ist.

Der Spheno-occipitalknorpel legt sich bei Kaninchenembryonen [1]) um die Chordascheide derartig an, dass letztere an der unteren Fläche des Knorpels mit dem Perichondrium immer in Berührung bleibt, nur das vordere Chordaende wird vom Knorpel ganz aufgenommen, sie beschreibt darin zwei stärkere wellenförmige Biegungen und endet am Perichondrium der Sattelgrube abgerundet. Nun verdickt sich die Wirbelsaite durch Aufhellung und Vergrösserung ihrer Zellen an der Stelle der zweiten Biegung zu einer, manchmal zu zwei flachen Scheiben, während ihr vorderstes Ende fadenförmig zugespitzt unweit des Perichondriums in der Intercellularsubstanz des Knorpels endet. Hier sind die Zellen platt, in der Längaxe des Organs gelagert. Der dem Perichondrium anliegende Theil der Chorda atrophirt bei der Verknöcherung des Hinterhauptbeinkörpers, der vordere Theil erhält sich aber noch lange, weil sich der Knochenkern des hinteren Keilbeinkörpers vor der Wirbelsaite anlegt. Die quergestellte Scheibe — wenn nur eine vorhanden ist — entspricht der späteren Synchondrosis spheno-occipitalis. Diese Stelle ist morphologisch einem Zwischenwirbelgelenk gleichwerthig.

Ich erwähnte vorhin, dass die Chorda das vordere Körperende nie erreicht, nicht einmal in den ersten Entwicklungsstadien und dass man an der Schädelbasis gleich von Anfang an einen chordahaltigen und chordalosen Theil unterscheiden muss. Hieran knüpfe ich einige vergleichend-anatomische Bemerkungen. Der chordahaltige und der chordalose Theil der Schädelbasis sind morphologisch einander nicht gleichwerthig. Der chordalose Theil ist, wie es Gegenbaur darlegte[2]), ein späterer Erwerb, der sich erst mit der Ausbildung der Grosshirnlappen, Seh- und Geruchsorgane aus dem älteren chordahaltigen Theil hervorgebildet hat und so als prävertebraler dem älteren vertebralen Abschnitt gegenüber zu stelllen ist. Obgleich nun der prävertebrale Schädeltheil als ein später Erwerb zu betrachten ist, findet man dessen Anlage bei der Bildung des Wirbelthierembryo, — zwar nur in Rudimenten, — dennoch gleich von Anfang an gegeben und kann ich in dieser Beziehung Dursy (o. c.) nicht zustimmen, wenn er den Spheno-ethmoidaltheil erst bei

1) Bei Rindsembryonen liegt die Chorda ganz im Spheno-occipitalknorpel darin.

2) Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.

der Einstellung der Kopfbeuge durch Beugung des vorderen Schädeltheils über den angeblichen Chordaknopf nach abwärts vorwachsen lässt. Ich stütze diese meine Ansicht kurz durch Folgendes: Die Anlage des Vorderhirnbläschens birgt in ihren Seitenwänden die Anlagen der Augenblasen gleich von Anfang an, respektive die ganze Seitenwand des eben gebildeten Vorderhirnbläschens geht in die Bildung der primären Augenblasen über, indem die Abschnürung von hinten und oben, und nicht von vorn und unten her erfolgt. Ist diess richtig, wovon man sich durch Verfolgung der Bildung der primären Augenblasen leicht überzeugen kann, dann folgt als zweiter Schluss, dass die Verbindungsbrücke an der Basis der eben beginnenden Ausbuchtungen der Stelle des späteren Chiasma n. opticorum entspricht, also einer Stelle, die vor dem Spheno-occipitaltheil der Schädelbasis sich befindet und unter sich die sehr schwachen Anlagen des Spheno-ethmoidaltheils liegen hat. Letzterer ist also schon bei der ersten Abgliederung des embryonalen Medullarrohres in die drei primitven Hirnabtheilungen gegeben.

Daraus folgt, dass, obgleich der Spheno-ethmoidaltheil als ein späterer Erwerb anzusehen ist, dieser Erwerb doch schon seit uralter Zeit dem Spheno-occipitaltheil langsam zugelegt wurde, bis er in die bleibenden Anlagen des Wirbelthierleibes überging. Wenn wir beim Amphioxus keinen dem Sphenoethmoidaltheil des Kopfes homodynamen Theil finden, so beweist diess eben nur, dass hier die Formation des Kopfes auf der niedersten Stufe der Wirbelthierbildung stehen geblieben ist.

Ist die Chorda wirklich nur ein Erbstück von den Urwirbelthieren, dessen Ausdehnung die Länge des ursprünglichen Wirbelthierleibes anzeigt, dann giebt sie uns einen der wichtigsten Schlüssel zur Lösung der Frage der Schädelwirbeltheorie, sie gibt uns den bedeutendsten Wink, bis wie weit man im Schädel Wirbelrudimente zu suchen hat. Das Ende der Chorda markirt das Ende des aus der Concrescenz von einer gewissen Summe von Wirbeln aufgebauten Schädeltheils, was davor liegt, lässt gar keinen Vergleich mit Wirbelsegmenten zu, ist aus dem chordahaltigen Schädeltheil hervorgewachsen und hat sich durch Anpassung an neue Verhältnisse (Grosshirnlappen, Seh- und Geruchsorgane) aus jenem heraus differenzirt (Gegenbaur). Ich glaube bei der Lösung dieser Frage von der Chorda den Haupt- und dabei auch den einfachsten Aufschluss erwarten zu können, einen mindestens ebenso bedeutungsvollen, als

durch die Vergleichung der Kopfnerven mit Spinalnerven. Bei letzteren liegen die Verhältnisse durch die verschiedensten Verschiebungen weniger klar zu Tage, während die Chorda im Laufe der Ontogenie ihre ursprünglichen Verhältnisse reiner gewahrt hat. Wenn wir wissen, es gehöre zum Charakteristikum eines jeden Wirbels oder Wirbel gleichwerthigen Stückes, dass es entweder für immer, oder wenigstens während der Entwicklung von der Chorda durchsetzt ist, so sind wir berechtigt die chordahaltigen Schädeltheile als aus Wirbelanlagen hervorgegangene zu betrachten, trotzdem dass hier im Laufe der Entwicklung keine Segmentirung wahrzunehmen ist. Uebrigens ist der Segmentirung selbst zur Definition eines Wirbels kein allzu grosses Gewicht beizumessen. Die ganze Wirbelsäule ist nach der ersten Anlage der definitiven Wirbel ein continuirlicher Stab, in der die Segmentirung erst später auftritt (Gegenbaur) und die Bestimmung der Wirbelzahl kann zu dieser Zeit nur durch die Zahl der Urwirbel, eigentlich durch die Zahl der daraus hervorgehenden Nerven und tiefen Rückenmuskeln gegeben werden. Ist das Verhalten der letzteren in den rippengleichwerthigen Stücken des Schädels eine eben solche wie in der Wirbelsäule, und ist dazu der solide Stab in einem Theile des Schädels von der Chorda durchzogen, dann liegt gar keine Schwierigkeit vor, auch diesen Theil der Schädelbasis Wirbeln gleichwerthig zu erachten, mag sie aus einer Concrescenz von einzelnen Wirbeln entstanden, oder überhaupt gar nie segmentirt gewesen sein.

Wir müssen also am Schädel den Spheno-ethmoidaltheil als den später erworbenen und aus keinen Wirbelanlagen entstandenen vom Spheno-occipitaltheil, dem älteren und aus Wirbeln gleichwerthigen Stücken gebildeten wohl unterscheiden. Wenn wir zu diesem Schluss unter anderen Belegen das Vorhandensein der Chorda an der Schädelbasis verwerthen können, so giebt uns diese leider keinen Aufschluss darüber, aus wie viel Wirbeln gleichwerthigen Stücken sich der Spheno-occipitaltheil aufgebaut hat. Von den charakteristischen Anschwellungen zwischen je zwei Wirbelkörpern in der Wirbelsäule haben sich im vertebralen Theil der Schädelbasis bei Säugethieren nur eine, in Ausnahmsfällen zwei erhalten. Wenn Gegenbaur die minimale Zahl der im vertebralen Theil eingegangenen Wirbeln nach Vergleichung der Hirnnerven mit Spinalnerven und nach der Zahl der Kiemenbögen bei Selachiern auf 9

angiebt, so sehen wir davon bei Säugethieren durch die Chorda nur noch mehr zwei, höchstens drei angedeutet. Auch hier mag eine fortwährende Reduction der Chordascheiben stattgefunden haben, bis dass die Zahl auf 2—3 herabgesunken ist. Vielleicht liessen sich bei der Entwicklung niederer Wirbelthiere noch mehr scheibenartige Erweiterungen im Sphenooccipitaltheil auffinden und dann nebst den übrigen Kriterien zur Bestimmung der ursprünglichen Schädelwirbelzahl verwerthen.

Eine andere hier zu erörternde Frage ist die, wie weit bei den niedersten Wirbelthieren der von der Chorda durchsetzte kiementragende Theil des Körpers eine Vergleichung mit dem Hals und Kopf der höheren Wirbelthiere zulässt. Ist die Chorda ein Erbstück, das im Laufe der Ontogenie an Länge weder zu- noch abgenommen hat, dann müssen auch die niedersten Wirbelthiere einen dem Kopftheil homodynamen Körpertheil besitzen. Sind die Visceralbögen der höheren Wirbelthiere den Kiemenbögen des Amphioxus gleichwerthig, wovon abzugehen trotz der grösseren Zahl beim Amphioxus kein Grund vorhanden ist, dann muss auch der kiemenbogentragende Theil des Amphioxuskörpers dem entsprechenden Körpertheile der höheren Wirbelthiere homodynam sein. Da dieser Körpertheil des Amphioxus von der Chorda ganz durchzogen ist, so können wir dessen vorderen Theil (der hintere wäre dem Halse gleichwerthig, dessen Grenze gegen den Kopf zu nicht anzugeben ist) als Vorläufer des Spheno-occipitaltheils der höheren Wirbelthiere betrachten. Dabei ist natürlich nur die Anlage der Schädelbasis, und nicht die der ganzen Schädelkapsel als gegeben zu erachten. Auch dieser Vergleich giebt uns also einen Beleg dafür, dass der vertebrale Theil des Kopfes der ältere, der ursprüngliche ist, und der prävertebrale Theil als eine spätere Bildung aufzufassen ist.

II. Die Hypophyse.

Man kann in der Bildung der Hypophyse vier Stadien unterscheiden: 1) die Bildung des Hypophysenwinkels, 2) die Umwandlung des hier liegenden Hornblattes zur Hypophysentasche, 3) die Abschnürung der Tasche und endlich 4) die Bildung von Drüsenschläuchen.

Nach Entstehung der Kopfbeuge bildet das Hornblatt am Spheno-ethmoidaltheil des Schädels und der Rachenhaut einen offenen Winkel (Hypophysenwinkel). Diese Stelle bildet die Anlage zur Bildung der Hypophyse, das Epithel der letzteren stammt also vom äusseren Keimblatte ab.

Wenn die Rachenhaut durchgerissen ist, nähert sich ihr oberer Stumpf dem Spheno-ethmoidaltheil der Schädelbasis, wodurch der Hypophysenwinkel zu einer kleinen Tasche umgewandelt wird. Diese liegt zwischen Zwischenhirnbasis und mittleren Schädelbalken. Wenn sich jetzt der Spheno-ethmoidaltheil des Schädels stärker entwickelt, wird der untere Theil der Tasche zu einem langen Gang ausgezogen, der eine Zeit lang noch mit der Rachenhöhle communicirt, dann aber beim Verwachsen beider Keilbeinknorpel ganz atrophirt. Das abgeschnürte Säckchen, dessen Wand aus geschichtetem Cylinderepithel besteht, liegt also immer über der Anlage beider Keilbeinknorpel.

Während die Abschnürung des Säckchens im Gange ist, wächst dessen Epithel zu soliden schlauchartigen Bildungen aus. Bei Vögeln geschieht diess an beiden Wänden des Säckchens, der ursprüngliche Hohlraum verkleinert sich und geht allmählich zu Grunde. Bei Säugethieren (Kaninchen) biegt sich zuerst der untere Theil des Säckchens etwas nach vorn und aufwärts um, und wächst dann zu einem soliden Fortsatz aus. Die Hypophyse hat jetzt im Längsschnitt eine halbmondförmige Gestalt. Die Entwicklung der schlauchartigen Bildungen geht von diesem zungenähnlichen Fortsatz und der vorderen Taschenwand aus und schreitet fort, bis die Mulde des Halbmondes ganz ausgefüllt ist. Dabei sind Aeste der inneren Carotiden betheiligt, die gegen das Epithel Schlingen treiben, so dass letzteres während der Vermehrung nur zu schlauchartigen Bildungen auswachsen kann. Dadurch kommt das umliegende gefässreiche Bindegewebe in das Innere des Drüsenkörpers zu liegen, es wird zum interstitiellen Gewebe der Drüsenschläuche. Die Schläuche werden dann aus dem Zusammenhang mit der Entwicklungsstätte durch zwischenwachsende Gefässe getrennt.

In der fertigen Drüse (im sog. Vorderlappen des Hirnanhanges) erhalten sich Reste der ursprünglichen Höhle. Ferner besitzt diese nach vorn gegen das Chiasma zu eine zungenförmige Verlängerung paralleler Drüsenschläuche, in die einige Aeste der inneren Carotiden eintreten.

Der Hinterlappen des Hirnanhanges besteht aus dem Trichterfortsatz. Der Trichter ist eine zwischen Hypophysentasche und mittleren Schädelbalken eingeknickte Stelle des Vorderhirnbläschens. Dann wächst der Trichterfortsatz zu einem langen, nach unten kolbig sich erweiternden Gebilde aus, in welchem nachher die ursprünglichen Bildungszellen des Centralnervensystems durch Wucherung des adventitiellen Gefässgewebes fast ganz zu Grunde gehen. Diess findet bei niederen Wirbelthieren in beschränkterer Weise statt, so dass der Trichterfortsatz bei diesen seinen ursprünglichen Bau als Theil des Centralnervensystems theilweise behält.

Eine physiologische Deutung der Hypophyse lässt sich zur Zeit schwer geben. Ich verweise in dieser Beziehung auf W. Müller[1]. Bei der Bildung der Drüse sind hauptsächlich starke Aeste der inneren Carotiden betheiligt, diese umspinnen die Epithelschläuche und scheinen zur Drüse in einem ähnlichen Verhältniss zu stehen, wie die Aeste der Carotiden und Subclavia zur Schilddrüse. W. Müller meint, die Drüse müsse ganz bestimmte Functionen erfüllen, weil sie bei sämmtlichen Cranioten im Wesentlichen denselben Bau zeigt.

Ich mache hier auf einen anderen Punkt aufmerksam, der entwicklungsgeschichtlich von Interesse ist. Eine Hypophyse besitzen nur jene Thiere, deren Schädel ausser dem vertebralen auch aus einem prävertebralen Theil besteht. Der Amphioxus besitzt keine Hypophyse, die Myxinoiden haben eine solche schon. Nun entspricht aber die Hypophysenanlage einer eingeknickten Stelle des Epiblasts zwischen Spheno-ethmoidal- und Occipitaltheil, deren Abschnürung durch die stärkere Ausbildung der Schädelbasis eingeleitet wird. Das Epithel der eingeknickten Hypophysentasche stammt vom Epithel der Mundbucht ab, also von einem Epithel, aus dem die Speicheldrüsen entstehen. Ich meine, wollte man überhaupt einen Vergleich zwischen Hypophyse und anderen Drüsen ziehen, so könnte dieses mit Bezugnahme der primären Anlage noch vielleicht am natürlichsten mit den Speicheldrüsen geschehen. In einem gewissen Stadium der Entwicklung macht sie gänzlich den Eindruck einer Drüse, deren Ausführungsgang in die Mundhöhle mündet, nur ist sie nicht acinös, wie die Speicheldrüsen, sondern tubulös. Man könnte dann die Hypophyse auch als ein Ahnenstück betrachten,

1) O. c. p. 421.

als eine Drüse, die ursprünglich in die Mundhöhle mündete, und die sich zu gleicher Zeit mit der Ausbildung des Spheno-ethmoidaltheils des Schädels angelegt hat. Die Entwicklungsgeschichte zeigt noch Stadien, wo das Gebilde ganz wie eine in die Mundhöhle mündende Drüse aussieht. Später wurde die Drüse als ein in die Mundhöhle secernirendes Gebilde überflüssig, der Gang von Seite der massig sich anlagernden Schädelbasis comprimirt, und die Drüse gab inzwischen ihre ursprüngliche physiologische Function auf.

Dass sie aber auch jetzt noch irgend welche Bedeutung haben muss, geht aus der einfachen Durchmusterung der verschiedenen Wirbelthiere hervor, die ergiebt, dass die Hypophyse sich bei höheren Wirbelthieren nicht nur nicht reducirt, sondern im Gegentheil zunimmt.

Ich halte es für eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Waldeyer, der mich bei den hier dargelegten Untersuchungen mit Rath und Material auf's reichlichste unterstützte, hier meinen Dank auszusprechen.

Strassburg i. E., im Oktober 1874.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Bezeichnungen.

a Aortenbogen,
a_1 vorderer Atlasbogen,
b art. basilaris,
α Stelle des Chiasma n. opticorum,
c Herz,
c_1 Carotis interna,
c_2 Verbindungsast der inneren Carotiden,
ch Chorda dorsalis,
ch_1 ch_2 ch_3 Chordaknoten,
d Epithel des Schlundes,
d_1 Sattellehne,
d_2 Zahnfortsatz,

e Spheno-ethmoidaltheil,
e_1 Epistropheus,
f Kopfdarm,
f_1 blindes Ende des Kopfdarms,
g Ausführungsgang der Hypophyse,
h Hypophysis,
h_1 Hinterhirnbläschen,
i Infundibulum,
k mittlerer Schädelbalken,
m Mittelhirn,
m_1 Chiasma n. opticorum,
n Mundbucht,
o Spheno-occipitaltheil,
p Brückenbeuge,
p_1 Hypophysenfortsatz,
r Rachenhaut,
r_1 r_2 oberer und unterer Stumpf der durchgerissenen Rachenhaut,
s Amnios,
s_1 hinteres Keilbein.
v Vorderhirnbläschen,
x Stelle der durchgerissenen Rachenhaut,
y blindes Ende des Kopfdarms,
z Zwischenhirn.

Fig. 1. Kopf und Hals eines 46 Stunden bebrüteten Gänseembryos vom Rücken betrachtet. Ueberosmiumsäurepräparat, Einschluss in Canadabalsam. Hartnack Oc. 1. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 2. Dasselbe von einem 68 Stunden lang bebrüteten Gänseembryo. Behandlung wie vorhin. Hartnack Oc. 1. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 3. Medianer Sagittalschnitt vom Kopfe eines 5 Mm. langen Kaninchenembryo's. Behandlung: Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, nachher in Alkohol, Tinction mit Karmin, Einbettung in Glycerinleim, endlich Einschluss des Schnittes in Glycerin. Hartnack Oc. 1. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt vom Kopfe eines 6 Mm. langen Kaninchenembryo's. Behandlung und Vergrösserung wie vorhin.

Fig. 5. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis eines $3^1/_2$ Tage bebrüteten Gänseembryo's. Behandlung wie vorhin. Hartnack Oc. 2. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt der Schädelbasis eines 12 Mm. langen Kaninchenembryo's. Behandlung: Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, nachher in Alkohol, Einbettung in Wachsölgemisch, Tinction des Schnittes in Karmin und Einschluss in Canadabalsam. Hartnack Oc. 1. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 7. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis eines 16 Mm. langen Kaninchembryo's. Behandlung wie vorhin. Hartnack Oc. 1, Obj. 3, Tubus eingeschoben.

Fig. 8. Horizontalschnitt (Querschnitt) durch die Hypophyse eines 16 Mm. langen Kaninchenembryo's. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 1. Obj. 3, Tubus eingeschoben.

Fig. 9. Medianer Sagittalschnitt durch die Schädelbasis eines $5\frac{1}{2}$ Tage bebrüteten Hühnchens. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 1. Obj. 3, Tubus eingeschoben.

Fig. 10. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis eines 8 Tage bebrüteten Hühnchens. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 3. Obj. 1, Tubus eingeschoben.

Fig. 11. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis eines 2 Ctr. langen Kaninchenembryo's. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 2. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 12. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis eines 3 Ctr. langen Kaninchenembryo's. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 1, Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Fig. 13. Medianer Sagittalschnitt von der Schädelbasis und den zwei obersten Halswirbeln eines 4 Ctr. langen Kaninchenembryo's. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 2. Obj. 1, Tubus eingeschoben.

Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch die Gegend der Sattellehne eines 4 Ctr. langen Kaninchenembryo's. Behandlung wie bei Fig. 6. Hartnack Oc. 1. Obj. 4, Tubus eingeschoben.

Studien über die Entwicklung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphibien und Reptilien.

Von

Dr. Ernst Calberla.

(Aus dem physiologischen Institut des Herrn Professor Kühne in Heidelberg.)

(Hierzu Taf. XXIII und XXIV.)

Bei Gelegenheit einer Untersuchung über die intramuskuläre Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Amphibien [1]), die ich im vorigen Sommer vorgenommen hatte, welche besonders auf das Verhalten der Kerne an dem intramuskulären Nervenende gerichtet war, hatte ich die Ansicht ausgesprochen, dass diese Kerne als die persistirenden Kerne der Zellsubstanz, aus der sich in den früheren Entwicklungszuständen die intramuskulären Theile der Nerven gebildet haben, anzusehen seien. Eine ganz sichere Begründung dieser Ansicht war mir damals aus Mangel an Untersuchungsmaterial unmöglich. Diesen Sommer war ich in der glücklichen Lage, wenigstens von zwei Arten Amphibien, von Bombinator und Rana esculenta, Larven jeden Alters in grosser Anzahl zur Verfügung zu haben. Es wurde mir dadurch möglich, den damals doch mehr vermuthungsweise ausgesprochenen Satz sicher begründen zu können. Bei dieser Untersuchung kam ich natürlich mit den speciellen Verhältnissen der Muskel- und Nervenentwicklung in engste Berührung. Die Frage war ja auch nur durch das genaueste Studium der Muskel- und Nervenentwicklung zu lösen. Was

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie.

die ungemein reichhaltige Literatur über die Entwicklung der quergestreiften Muskelfaser betrifft, so findet man in der fleissig geschriebenen Inauguraldissertation von G. Born (Berlin 1873) eine sehr klare und umfassende Darstellung. Ich will in Folgendem nur die Hauptansichten über die Muskelentwicklung kurz wiedergeben. Es lassen sich die Ansichten der Forscher in drei Abtheilungen trennen; in die, welche die Muskelfaser oder das Primitivbündel aus einer Summe von Embryonalzellen entstanden ansehen, in die, welche die Muskelfaser als das Differenzirungsprodukt einer einzigen Zelle betrachten, und in die, welche sich von dem cellularen Ursprung des Primitivmuskelbündels emanzipiren.

Schwann [1]) lässt, zum Theil gestützt auf Untersuchungen von Valentin (Entwicklungsgeschichte p. 268), das Primitivbündel aus einer Reihe von Embryonalzellen, die miteinander verschmelzen, in denen erst dann die contractile Substanz sich ablagert, entstehen. Ebenso betrachtet Koelliker [2]) in seinen früheren Mittheilungen die Entstehung der Muskelfaser; nach ihm stellen die Wände der verschmolzenen Zellen das Sarkolemm dar. Hieran reihen sich die Ansichten von Reichart [3]) und Holst. Diese Forscher lassen die Muskelfaser aus langen, etwas geschlängelt verlaufenden Zellen, die einen Kern besitzen und die in grosser Anzahl mit einander verschmelzen, entstehen. Zwischen den Zellen finden sie eine Bildungsmasse, mit deren Verschwinden die Querstreifung deutlich hervortritt. Margo [4]) lässt von cylindrischen oder spindelförmigen, ein Kernbläschen enthaltenden Kernen, seinen »Sarcoplasten«, die quergestreiften Muskeln entstehen. An den Sarcoplasten tritt Querstreifung auf und verschmilzt eine grössere Anzahl davon zu Primitivbündeln. Bei Reichart ist das Sarkolemm das Produkt der interstitiellen Zwischensubstanz, bei Margo ein Produkt des umgebenden Blastems. Wittich [5]), der sich ganz an die Margo'schen Ansichten anschliesst, betont besonders das spindelförmige Uebereinanderliegen der quergestreiften, kernhaltigen Zellen im

1) Mikrosk. Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839.

2) Annales des sciences naturelles 1846. III. serie etc.

3) Müller's Archiv 1847.

4) Wiener Sitzungsberichte 1859.

5) Königsberger medicin. Jahrbuch 1862.

Muskelbündel. Deiters[1]) findet die quergestreifte Muskelfaser entstanden aus einer, sowie aus mehreren Zellen. Er lässt die quergestreifte Substanz an die äussere Zellwand sich ansetzen, es bildet sich ein Saum von quergestreifter Substanz. Dieser Saum wird dicker, wächst in die Länge aus, er stellt eine Fibrille dar. Mehrere solcher Fibrillen verbinden sich, sie schliessen dann zum Theil die Bildungszellen ein. Das Sarkolemm ist nach ihm als eine erhärtete Schicht des Bindemittels der Fibrillen anzusehen. Der quergestreifte Saum soll sich leicht von der Zelle ablösen lassen. Deiters neigt sich der Ansicht zu, die quergestreifte Substanz als Intercellularsubstanz aufzufassen. Nach Remack[2]) entstehen die Wirbelthiermuskeln aus kernhaltigen, mit Keimkörnern erfüllten Zellen, die sich verlängern und nach Theilung des Kernes in querer Richtung sich in der Längsrichtung theilen. Durch fortschreitende Theilung vermehren sich alsdann die Kerne in den verlängerten Zellen und auch diese theilen sich noch mehrfach. Die Kerne bilden am innern Rande der cylindrischen Zellen eine von feinen Körnchen umgebene Längsreihe, während die grobe Körnermasse den andern, nach aussen gewendeten Theil der Zelle einnimmt. An der Oberfläche dieses äussern Theils der Zelle erscheint zuerst und zwar sobald die Larve innerhalb der Keimhaut die ersten Krümmungen zeigt, eine dünne, homogene, quergestreifte Schicht von Muskelsubstanz, wie es scheint, an der Innenfläche der Zellmembran abgelagert. Diese Schicht verdickt sich bei der freien Larve auf Kosten der Keimkörnerschicht und gelangt so bis zu dem andern, von den Körnern eingenommenen Rande der verlängerten Muskelzelle, welche nunmehr ein vollständiges, quergestreiftes, sog. Muskelprimitivbündel darstellt. Lebert[3]) lässt die Muskelfaser aus Zellen, die er »organoplastische Körperchen« nennt, entstehen. Diese Körperchen liegen in einer körnigen Zwischensubstanz. Im Innern dieser Körperchen entsteht die quergestreifte Substanz. Die Muskelanlagen liegen dann dicht nebeneinander und tritt erst später eine Theilung im Bündel ein. Koelliker schliesst sich in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1858. p. 169 den Remack'schen Anschauungen an. F. E. Schulze[4])

1) Müller's Archiv 1862.

2) Froriep, No. 768, 1845. Remack, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere 1855 (Abbildungen).

3) Annales des sciences nat. III. Serie, tome onzième 1847.

4) Müller's Archiv 1862.

lässt die Muskelfaser aus einer einzigen Zelle entstehen. Er findet die quergestreifte Substanz scharf begrenzt von dem körnigen Protoplasma an der äussern Seite der feinkörnig gewordenen Zelle liegen.

Zu dieser ersten Fibrille von quergestreifter Substanz fügt sich eine zweite und mehr hinzu. Zu gleicher Zeit hat sich der Kern mehrfach getheilt. Die Fibrillen bilden eine Rinne, in der die Kerne liegen. Bald schliesst sich die Rinne zu einem Cylinder. Die vielfach getheilten Kerne liegen zwischen den Fibrillen und sind von einem Reste Protoplasma umgeben. Es sind dies die sog. Muskelkörperchen. Einige Kerne liegen an der Aussenseite des Muskels dicht unter dem Sarkolemm. Er versucht für die Muskeln am Froschlarvenschwanze durch Vergleichung ihrer Grösse in verschiedenen Entwicklungsstadien direkt zu beweisen, dass sie durch Auswachsen einer Zelle gebildet werden. Weismann [1]) schliesst sich für die Stammmuskeln der Wirbelthiere der soeben geschilderten Ansicht an. Dagegen constatirt er, dass die Herzmuskulatur der Wirbelthiere und die Muskelfasern niederer Thiere aus einer Vereinigung von Zellen, in denen sich quergestreifte Substanz ablagert, zusammensetzen. Max Schultze [2]) schliesst sich in Betreff der Entwicklung der Herzmuskulatur an Weismann an. Die Stammmuskelfasern der Wirbelthiere lässt er aus einer einzigen sich theilenden Zelle entstehen. Weismann [3]) findet beim erwachsenen Thiere noch eine andere Art der Neubildung. Er trennt dieselben in zwei Gruppen, die er als Zweitheilung und Randabspaltung bezeichnet. Ehe es zu diesen Theilungen kommt, findet eine Kernwucherung statt. Es bilden sich zwei Reihen von Kernen; die Muskelfaser wird so in zwei Fasern getrennt, welche dann wieder demselben Theilungsprocess anheim fallen. Er isolirt aus der Oberschenkelmuskulatur des Frosches Muskelfasern, die sich mitten in der Zweitheilung befinden. Als Randabspaltung bezeichnet Weismann den Vorgang, wo nur ein ganz schmaler Theil der Muskelfaser mit wenigen Kernen sich vom Rand der Muskelfaser ablöst. Zu der dritten Reihe von Forschern, die sich mehr oder weniger gegen den cellularen Ur-

1) Zeitschrift f. ration. Medicin, III. Reihe, Bd. X. pag. 263 u. 204.
2) Müller's Archiv 1861. p. 41.
3) Archiv f. Anatomie 1861. p. 1.
4) Zeitschrift für ration. Medicin III. Reihe, Bd. X. p. 266.

sprung des Primitivmuskelbündels aussprechen, gehört zunächst Ch. Robin [1]). Er findet als erste Anlage Kerne, die grösser sind, als die Hauptmasse der Embryonalkerne; solche Kerne verlöthen sich mit einander, zwischen denselben bildet sich in einer ursprünglich homogenen, blassen Masse nach mehrfachen Metamorphosen die quergestreifte Substanz. In ähnlicher Weise stellt J. B. Clarke [2]) die Bildung der Muskelfaser dar. Auch er lässt die Fibrillen aus einer fibrillären Zerfaserung des zwischen Kernen sich befindenden Blastems die Muskelfaser entstehen. Dabei backen die zwischenliegenden Kerne mit den Fibrillen zu cylindrischen und spindelförmigen Massen zusammen. Auch Rouget [3]) schildert die Bildung der Muskelfaser auf ähnliche Weise. Im Anschluss hieran erwähne ich noch die Arbeit von G. R. Wagener [4]). Er findet die erste Anlage der Muskelfaser in feinen Fäden, die zwischen den Wirbelplatten ausgespannt sind, zwischen die dann Keile von Embryonalkernen hineinwachsen, welche sich dann vereinigen und die Fibrillen in Bündel theilen. Es besteht dann ein hohles Bündel, in dessen Innerm Kerne in körniger Masse liegen. Aussen sitzen Embryonalkerne, von einem Hof von Protoplasma (Grundsubstanz) umgeben, wie Beeren auf. Weismann [5]) betrachtet das Sarkolemm als eine Differenzirung der Zellwandung. Leydig [6]) betrachtet das Sarkolemm als eine Cuticularbildung, als das Abscheidungsprodukt einer Matrix, die bei Insekten granulirt und kernhaltig, bei den Wirbelthieren aber nur kernhaltig ist. Leydig bekennt sich (l. c.) zu der Ansicht, dass das Primitivmuskelbündel aus einer Vereinigung embryonaler Muskelzellen entsteht. Born (l. c.) schliesst sich für die Entstehung der quergestreiften Muskelfaser ganz der von F. E. Schulze (l. c.) vertretenen Ansicht an. Er beschreibt hellglänzende, stark lichtbrechende Körnchen oder Stäbchen, die, ringförmige Gruppen bildend, sich in der contractilen Substanz finden; mit Carmin färben sie sich lebhaft roth. Er bringt diese Körperchen in Beziehung zu der Ernährung der Muskelfaser. Er betrachtet

---

1) Gazette méd. de Paris 1855.
2) Quart. jour. of sed. 62 u. 63.
3) Journal de physiologie 1863.
4) Entwicklung der Muskelfaser (Marburg und Leipzig) 1869.
5) Zeitschrift f. rat. Medicin Bd. XXIII. p. 26.
6) Bau des thierischen Körpers 1864. p. 68.

sie als eine Ansammlung von Nahrungsmaterial, welches dem Wachsthum des Muskels dient. In späteren Zuständen des Muskels finden sie sich in der Rückbildung, oder sie sind gar nicht mehr vorhanden. Born wendet sich auf Grund eingehender Untersuchungen gegen die Abspaltungstheorie Weismann's.

Ich gebe nun kurz die Ansichten über die Entwicklung der peripherischen Nerven, soweit sie für die Darstellung meiner Untersuchung nöthig sind. Seit Schwann nehmen wir an, dass die peripherischen Nerven sich durch Verschmelzung von spindelförmigen oder cylindrischen Zellen bilden. Das Zustandekommen von Verzweigungen stellte man sich so dar, dass sternförmige, mit drei oder mehr Ausläufern versehene Bildungszellen mit den schon gebildeten Nervenfasern verschmelzen. Die Zellmembran sollte zum Neurilemm werden, zwischen dasselbe und die Zellsubstanz sollte sich die Markscheide ablagern. Koelliker [1]) spricht sich dahin aus, dass die Markscheide sich auch durch eine chemische Umwandlung der äussern Schichte des Zellinhaltes bilden könne. Remack (l. c.) betrachtet zuerst die peripheren Nerven als feine Fasern, entstanden als Fortsätze vom Spinalganglion. Hensen [2]), der sich zuerst für die Entwicklung der Nerven an Ort und Stelle aus Zellen aussprach, spricht sich in einer weitern Abhandlung [3]) für das centrifugale Wachsthum des Axencylinders aus. Er gibt an, dass die vom Centrum ausgehende feine Faser, der Axencylinder, von Zellen mit Kern eingescheidet wird. Diese Zellscheide soll das Neurilemm bilden. Er lässt das Ende des peripheren Nerven mit den Epithelzellen der Froschoberhaut sich verbinden. Anastomosen der Nerven im Froschlarvenschwanze verneint er. Eberth [4]) wendet sich gegen die Hensen'sche Angabe, dass die Nerven in den Epithelzellen endigen. Nach ihm finden sich im Froschlarvenschwanze vielfache Anastomosen von Nervenfasern. Dieselben stehen mit feinen Ausläufern von spindelförmigen Zellen, denen er dadurch gewissermassen einen Antheil an der Bildung der peripheren Nerven zuerkennt, in Verbindung. Eberth spricht sich hierüber — er gibt an, nur ältere Larven untersucht zu haben, nicht mit Bestimmtheit aus.

1) Gewebelehre 1852 ff.

2) Archiv f. pathologische Anatomie Bd. XXX.

3) Archiv f. pathologische Anatomie Bd. XXXI.

4) Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. II. p. 490.

Aehnlich sind die Angaben von Babuchin[1]). Hensen hat in seiner letzten Abhandlung (l. c.) die Hypothese aufgestellt, dass die Nervenfaser aus der Verbindung zweier nebeneinanderliegenden Zellen entstände, indem dieselben auseinandergezogen würden; die eine würde zur Nervenzelle im Spiralganglion, die andre zur Epithelzelle und stelle so die Verbindung beider, den peripheren Nerven dar. Ranvier[2]), der in neuerer Zeit die feineren Verhältnisse der peripheren Nerven genauer studirt hat, findet in gewissen Abständen des peripheren, markhaltigen Nerven Abschnürungen des Markes und an der Nervenstrecke zwischen zwei Abschnürungen stets einen Kern. Er bringt diese Einschnürungen mit zugehörigem Kern in Verbindung mit der Entstehung der Nervenscheide. Die Angaben über die Entstehung der Nervenendigung in den quergestreiften Muskeln sind sehr spärlich; nur Engelmann[3]) führt an, dass er die Kerne an dem intramuskulären Nervenende als die persistirenden Kerne der Zellsubstanz ansieht, aus der in früheren Entwicklungszuständen die intramuskulären Theile der Nerven sich gebildet haben.

Ich wende mich nun zu dem Ergebniss meiner Untersuchungen. Als Material stand mir eine grosse Zahl Embryonen jeden Alters von Rana escul., Bombinator ign., Triton cristatus und Salamandra maculosa, ausserdem eine Anzahl Embryonen von Tropidonotus natrix (jüngste Stadien) und Coronella laevis (ältere Stadien) zur Verfügung. Ich habe meine Untersuchungen vorwiegend an den mir am reichlichsten zu Gebote stehenden Froschembryonen, da ich mehrfach frisch befruchteten Laich erhalten und so auch die frühesten Stadien untersuchen konnte, angestellt. Die Untersuchung der übrigen Embryonen, besonders die der Schlangen, habe ich mehr zur Controle des bei Rana Gefundenen benutzt. Die Differenz, die sich zwischen den Batrachiern und den Ophidiern findet, die in der Verschiedenheit ihrer intramuskulären Nervenendigung begründet ist, werde ich am Schluss berichten. Die Untersuchung der Embryonen wurde meist frisch vorgenommen. Ich gebrauchte dann

---

1) Medicinisches Centralblatt 1868. p. 755.

2) Ranvier, comptes rendus, 13. Novembre.
Ranvier, archives de physiol. T. IV. 427.
Ranvier, comptes rendus LXXV u. LXXVI, vergleiche auch Key und Retzius, Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. IX. p. 308.

3) Engelmann, Untersuchung über den Zusammenhang von Nerv und Muskelfaser, Leipzig 1863.

als Zusatzflüssigkeit 3/4 % Kochsalzlösung oder dieselbe Lösung, der ich dann auf 20 Theile ein Theil 1 % Osmiumsäure zusetzte. Diese letztere Zusatzflüssigkeit bewirkt, dass die leicht gerinnbaren Muskeln etwas erstarren, ohne dass durch Färbung oder zu intensive Einwirkung der Osmiumsäure die feineren Strukturverhältnisse vernichtet werden.

Zur Maceration wendete ich zuerst Natronlauge, dann Salpetersäure, theils rein, theils in Verbindung mit chlorsaurem Kali, auch verschiedene Concentrationen von Schwefelsäure an, ohne jedoch günstige Resultate zu erzielen. Dann versuchte ich Müller'sche Lösung, verschiedene Salze und Concentrationen von Chromsäure. Den besten Erfolg zeigte die Czerny'sche Combination von Speichel mit Müller'scher Lösung. Ich legte mir hierbei die Frage vor, wodurch die guten Resultate der Czerny'schen Macerationsflüssigkeit bewirkt werden, ob das Ptyalin oder die Salze hierbei das Wirksame seien. Ich bereitete mir eine Salzlösung, die in ihrem Salzgehalt den genauesten Analysen des Speichels nachgebildet war. Ich verwendete diese Lösung in den verschiedensten Combinationen mit chromsaurem Salz und erhielt bei gewissen Verhältnissen beider Flüssigkeiten die gleichen, wenn nicht bessere Resultate als mit der Czerny'schen Lösung. Ich gebe hier die Zusammensetzung einer Salzlösung:

			4,2
Chlorkalium	1,8	Schwefels. Magnesia	0,4
Chlornatrium	1,2	Rhodannatrium	0,1
Phosphors. Natron	0,8	Kohlensaurer Kalk	0,4
Chlorcalcium	0,4	Phosphors. Kalk	0,2
	4,2		5,3

5,3 auf 556 Cc. Wasser.

In diese Lösung leitete ich bis zur Sättigung Kohlensäure ein; zur Darstellung der Macerationsflüssigkeit nahm ich zwei Theile Salzlösung, zwei Theile Wasser und ein Theil Müller'sche Lösung und liess darin den Embryo einen oder zwei Tage liegen. Ich fertigte mir dann eine einfacher gebildete Salzlösung an, die aus

Chlorkalium	0,4
Chlornatrium	0,3
Phosphors. Natron	0,2
Chlorcalcium	0,2
	1,1 auf 100 Theile Wasser

gebildet war, leitete Kohlensäure bis zur Sättigung ein, mischte

dann die Salzlösung mit Wasser und Müller'scher Lösung in demselben Verhältniss wie die erstbereitete Salzlösung und erhielt dieselben guten Resultate. Die Müller'sche Flüssigkeit habe ich mehrfach, besonders zur Maceration jüngerer Embryonen durch die gleiche Menge einer $2\frac{1}{2}$ % Lösung von einfach chromsaurem Amoniak ersetzt. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass der Speichel in der Czerny'schen Combination ganz gut durch eine Salzlösung von oben genannter Concentration ersetzt werden kann. Die besten Macerationsresultate erhielt ich, wenn ich die Lösung kurz vor Gebrauch mit Kohlensäure sättigte [1]). Es liess sich dann die Epidermisschicht ungemein leicht mit Hülfe einer Lanzennadel abheben und nun mittelst Nadeln und ganz feiner Scheere die seitwärts der Chorda ausgespannte Muskelanlage isoliren. Durch Schütteln liessen sich die Muskelfasern und Muskelbildungszellen ohne die geringste Insulte in ihrer ganzen Länge isoliren. Die Präparate, die ich aufheben wollte, legte ich in eine concentrirte Lösung von essigsaurem Kali; waren es frische Präparate, so setzte ich sie 5 bis 10 Minuten der Einwirkung einer $\frac{1}{2}$ % Osmiumsäure aus. Durch nachfolgende Färbung mit Carmin erhielt ich mehrfach sehr schöne Bilder. Die specielle Präparationsmethode bestand darin, dass ich den Embryo von Eihülle und Dottersack mittelst Scheere und Nadel befreite, dann mit Hülfe von Lanzennadeln die zum Theil flimmernde äussere Zellschicht entfernte und nun die Seitenplatten zu isoliren versuchte. Bei den jüngsten Embryonen bis zu 6 Tagen ist dies sehr schwer. Mit weiterer Ausbildung der Chorda gelingt die Isolirung der zwischen den Wirbelplatten befindlichen Muskeln sehr leicht.

Zerzupft man ein Froschei etwa 24 Stunden nach dem Beginn der Furchung, so findet man eine Anzahl grösserer und kleinerer Furchungskugeln von ungemein hellem Glanze, die ganz das Aussehen von Fettkörnern haben. 12 Stunden später finden sich an der nun eine etwas ovale Form angenommenen Embryonalanlage an den Seiten sehr lebhaft flimmernde Zellen. Macht man sich jetzt ein Präparat, so findet man, dass die Furchungs- oder Keim-

1) Vielleicht verhindert die langsam entweichende Kohlensäure die zu schnelle Einwirkung der Salzlösung.

zellen das Bestreben haben, zusammenzubacken. Macht man etwa 48 Stunden nach Beginn der Furchung von der nun ganz ovalen Embryonalanlage ein Präparat in der Art, wie ich es beschrieben, so findet man die hellglänzenden Keimzellen zu längeren Balken angeordnet, ohne dass neben diesen hellglänzenden Zellen ein körniges Protoplasma sich findet. Zur Beobachtung dieser Stadien ist es vortheilhaft, entweder kein Deckglas, oder nur mit Anwendung von Schutzleisten das Deckglas aufzulegen (Fig. 1). In den Keimzellen konnte ich auch nach Behandlung mit Essigsäure und andern Reagentien nie Kerne nachweisen.

Man findet nun, wenn man verschiedene Präparate aus einem und demselben Laich anfertigt, entsprechende, wenn auch geringe, so doch constatirbar verschiedene Stadien der Entwicklung, die allerdings kaum über 12 Stunden auseinanderliegen. Vergleicht man nun in derartigen Präparaten die Keimzellenbalken, die aus den Seitenplatten stammen, so fällt einem die verschiedene Helligkeit dieser Zellgruppen auf. Ein je späteres Stadium man untersucht, desto mehr findet sich der Inhalt der Keimzellen getrübt. Dieselben werden dabei kleiner, es kommt zwischen ihnen zur Ansammlung eines körnigen Protoplasmas und kann man den Umwandlungsprocess der Keimzellen in dasselbe sehr gut beobachten. Es bilden nun diese Keimzellen Protoplasmabalken, etwa 0,015—0,033 Mm. lange zellenähnliche Gebilde, die keine scharfe Begrenzung besitzen (Fig. 1).

Es enthalten diese Zellen noch zahlreiche Furchungskugeln, eingebettet in ein sehr feinkörniges Protoplasma. Dieser Differenzirungsprocess wickelt sich bis zum Ende des 4. Tages in dieser Art ab (Fig. 2). Mit dem Verschwinden der Furchungskugeln im körnigen Protoplasma tritt sehr bald ein schärfer begrenzter, matter, mit feinen Körnchen, unter denen eines durch seine Grösse sich bemerklich macht, erfüllter Kern auf. Derselbe vergrössert sich und bewirkt oft eine Hervorragung am Rande der Muskelbildungszelle. Meist findet in ihrer Umgebung eine schnellere Umwandlung der Furchungszellen in körniger Substanz, als an den Polen der Zelle statt. Am Beginn des 5. Tages sieht man an dem einen Rande der Zelle eine Anzahl schärfer als die übrigen glänzenden Körnchen, noch vollkommen regellos geordnet. Von der Mitte dieses Tages bemerkt man mit ungemeiner Schärfe, dass diese eben genannten grösseren Körnchen sich in einer geraden Reihe an dem

einen Rande der Zelle angeordnet haben. Noch ist keine Querstreifung vorhanden (Fig. 3); kurze Zeit darauf (ein oder zwei Stunden) hat sich neben jedes dieser in einer Reihe angeordneten Körnchen ein zweites gruppirt. Sie treten dicht zusammen und die Querstreifung ist da (Fig. 4). An dem Kern der Zelle ist das Kernkörperchen deutlich zu erkennen. An diese zwei Reihen Körnchen, welche die Querstreifung bilden, lagert sich bald eine 3. Reihe an. Behandelt man in diesem Stadium diese Muskelprimitivzellen mit salzsaurem Alkohol, so zerfällt der schmale Saum quergestreifter Substanz in 2, 3 oder mehr feinste Fibrillen. Die Differenzirung ist leicht verständlich; die Furchungszellen verschwinden und neue Fibrillen quergestreifter Substanz lagern sich ab. Durch Carminfärbung erhält man in diesem Stadium sehr instructive Präparate (Fig. 5). Man sieht nun vom 6. und 7. Tage an mehrere dieser Muskelprimitivzellen, die nach aussen noch keine scharfe Begrenzung besitzen, sich zusammenlagern. Dabei kommen die Kerne sehr oft nebeneinander zu liegen (Fig. 6). Es tritt mit der weitern Ausbildung des Saumes quergestreifter Substanz eine Zweitheilung der Kerne ein, der eine — es ist meist der kleinere — scheint das Licht stärker zu brechen. An ihm ist das Kernkörperchen immer später zu erkennen, als am andern. Es haben sich nun am 8. Tage 5, 6 und mehr solcher Muskelprimitivzellen mit einander vereinigt. Nur selten lassen diese Zellencomplexe an einem oder dem andern Pol durch ein Auseinanderweichen der Zellen ihre Entstehung erkennen. Die Muskelprimitivzellen sind fest miteinander durch feinkörniges Protoplasma verkittet; zwischen ihnen finden sich die beiden Kernsorten, die grösseren in grösserer Anzahl und regelmässiger, in ein oder zwei Reihen geordnet (Fig. 7, 8). Während am 6. Tage die Länge etwa zwischen 0,15 bis 0,25 Mm. schwankte, hat sie am 11. Tage, vom Beginn der Furchung an gerechnet, schon bis 0,3 Mm. zugenommen. Die Breite der Zellen beträgt am 6. Tage etwa 0,010 Mm., am 11. Tage 0,12 Mm.; die Breite der quergestreiften Substanz hat vom 6. Tage von 0,001 Mm. um das Doppelte zugenommen. Während die Hauptmasse der Muskeln sich in diesem Stadium befindet, finden sich dazwischen noch Zellen der früheren Stadien. Die Kerne, die in diesem Muskelprimitivzellencomplex liegen, sind von einem Hofe körnigen Protoplasmas umgeben. Ich betrachte diesen Zellencomplex als die Muskelfaser oder das Muskelprimitivbündel der Autoren. Vom 15. Tage an gelingt die

Isolirung der einzelnen Primitivzellen nur mit Hülfe von Reagentien und der Zerreissung eines Theils der Muskelfaser. An der äussern Oberfläche des Muskelbündels findet sich ein Theil der kleineren Zellen, die sich bei der früher erwähnten Zelltheilung gebildet haben. Untersucht man in diesem Stadium das Muskelbündel mit stärker eingreifenden Reagentien — besonders eignet sich hiezu Kalilauge — so lässt sich das Vorhandensein eines Sarkolemmaschlauches, der an beiden Polen in eine feingestreifte, ungemein zierliche Sehne übergeht, mit absoluter Sicherheit nachweisen. Das Sarkolemm ist zu dieser Zeit noch sehr dünn und stärkeren Reagentien gegenüber nicht sehr widerstandsfähig. Ein Theil dieser eben erwähnten kleineren Zellen scheint in dem Sarkolemmaschlauch zu liegen. Ich schreibe diesen Zellen den grössten Antheil an der Bildung des Sarkolemmaschlauches zu, indem das früher in ihrer Umgebung befindliche Protoplasma durch Erhärtung in eine Cuticularsubstanz, als welche ich das Sarkolemm betrachte, übergegangen ist. Die Querstreifung, die sich immer mehr verbreitet hat, durchzieht nun in breiten Bändern, an denen die Krause'sche Zwischenmembran deutlich zu sehen ist, von einander durch die grössern Bildungszellen und das in ihrer Umgebung angesammelte Protoplasma getrennt. Nach 20 Tagen sind die Muskelbündel 0,015 Mm. bis 0,03 Mm. breit. Ihre Länge beträgt 0,45 bis 0,55. Frisch untersucht sieht man in diesem Stadium in der quergestreiften Substanz nur die Kerne der Muskelbildungszellen, die den Muskelkörperchen der Autoren entsprechen; eine scharfe Abgrenzung der Muskelprimitivzellen ist nur schwer zu erkennen; obgleich man, wenn man mit starken Systemen arbeitet, ganz gut die oben geschilderte Structur erkennen kann. Reagentien, besonders Salzlösungen, wie die von mir oben angegebene, geben sehr schöne Bilder. Betrachtet man in diesem Stadium etwa am 20. oder 21. Tage ein frisches Muskelbündel, welches man so wenig als möglich insultirt hat, so sieht man (Fig. 7 und 8) an der Peripherie eine hellglänzende, dabei oft unregelmässig geformte, mit spärlichen Körnchen durchsetzte Kernmasse liegen. Auch bei Zerzupfungspräparaten erhält man dieselben Bilder und sieht man dann an der Stelle, wo diese hellglänzende Masse dem Muskelbündel anliegt, im Innern zwischen den einzelnen Bändern quergestreifter Substanz mehrere der früher erwähnten, kleinen und hellglänzenden Kerne, die sich bei der Theilung der Kerne der Muskelprimitivzellen gebildet hatten, liegen. Die aussen

anliegenden, hellglänzenden Massen sieht man öfters (Fig. 9) in Verbindung mit feinen Nervenfasern. Meist ist die Stelle, wo dieselben den Muskeln anlagern, feiner granulirt, als der übrige Theil. Diese hellglänzenden Massen, die aussen dem Muskel anliegen, kann man schon vom 14. Tage an beobachten, allein die optischen Differenzen sind zu dieser Zeit so gering, dass ihre feineren Verhältnisse sich ganz der Beobachtung entziehen. Ueber die Bildung der Sehnen kann ich nur das Eine anführen, dass etwa vom 10. Tage an die Enden der Muskelprimitivzellencomplexe in ein feines, kurzes Fädchen auslaufen, das nach und nach breiter wird, und dabei eine feine Längsstreifung zeigt. Ich verlasse hier die Muskelentwicklung und gehe zur Besprechung der Nervenentwicklung über. Die mehrfach erwähnten hellen Massen, die mit Nerven zusammenhängen, werde ich am Schlusse eingehender noch besprechen. Betrachtet man den Schwanztheil einer eben aus dem Ei geschlüpften Larve (es geschieht dies meist am 4. oder 5. Tage), so sieht man, wenn man sie frisch in toto unter das Mikroscop bringt, die erste Anlage der hellglänzenden Chorda, umgeben von Pigmentzellen, daneben ein schmaler Saum gallertartiger Substanz, in der sich wenige kleinere vielstrahlige Zellen zu bilden scheinen. Die Oberfläche ist mit einer Lage polygonaler, sehr weicher, mit feinem Pigment angefüllter Zellen bedeckt. Ein grosser Theil dieser Zellen besitzt Wimpern. Meist lässt sich diese Schicht schwer abtrennen. Legt man es dagegen nur wenige Stunden in eine Macerationsflüssigkeit, so lässt sich diese äussere Zellschicht leicht ablösen. Man findet dann unter ihr die erwähnte gallertige Substanz mit den spärlichen vielstrahligen Zellen. Vom 10. oder 14. Tage an braucht man die äussere Zellschicht nicht mehr abzulösen, sie ist dünner geworden und lässt eine direkte Untersuchung des darunterliegenden Gewebes im lebenden Zustande der Larve mit grosser Leichtigkeit zu. Man sieht dann in der gallertartigen Grundsubstanz die Bildung von Blut- und Lymphgefässen, dazwischen eine ungemeine Anzahl der nun grösser gewordenen, hellglänzenden, vielstrahligen Zellen, die zum Theil durch ihre Protoplasmafortsätze mit einander zusammenhängen. Bald bemerkt man, dass einzelne dieser mit einander zusammenhängenden Zellen einen Theil ihrer Fortsätze verschwinden lassen (Fig. 10). Dabei werden sie hellglänzender und erhalten an der Peripherie eine schärfere Begrenzung. Man sieht nun ferner, dass in dem Gewebe neben der Chorda feine,

helle Fäserchen auftreten, die sich mit den in der eben erwähnten Weise differenzirten Zellen verbinden. Diese feinen Fäserchen entspringen von dem Centralnervensystem. Die Zellen verlieren sehr schnell ihre Grösse, dagegen werden die verbindenden Fasern breiter. In den Zellen kommt es nach und nach — man kann die einzelnen Stadien sehr gut verfolgen — zur Bildung eines Kernes (Fig. 11). Oft sieht man in der Zelle, dass die Bildung des Kerns nur in der halben Peripherie stattgefunden hat. Sind die Kerne abgeschlossen, so erhalten sie eine feine Granulirung, wodurch sie sich schärfer von dem übrigen Zellinhalt abheben. Es haben sich also die vom Centrum ausgewachsenen Nervenfasern mit ursprünglich den Bindegewebszellen gleichwerthigen Zellen verbunden und diese sind an Ort und Stelle in Nervenfasern umgewandelt worden. Betrachtet man Larven von etwa 25—30 Tagen, so sieht man, dass die Zahl der Knotenpunkte, die den ehemaligen Nervenbildungszellen entsprechen, vom Centrum nach der Peripherie zugenommen hat. Es haben sich zahlreiche Anastomosen der einzelnen Zellfasern gebildet. An der Peripherie einiger Nervenbildungszellen finden sich kleine, runde Pigmentkörnchen, die eine lebhafte Bewegung zeigen. Auch die Zellsubstanz der Nervenbildungszelle scheint noch formveränderungsfähig zu sein. Man sieht oft, selbst in kürzerer Zeit, dass die früher runde Zellmasse in eine der gabeligen Theilung entsprechende dreieckige Form übergegangen ist. Die Ausläufer der am meisten peripher gelegenen Zellen scheinen sich zwischen den Epidermiszellen zu verlieren. Nie konnte ich einen Zusammenhang dieser Endfasern mit den genannten Zellen, wie Hensen (l. c.) es beschreibt, finden. Auch die vollkommensten Isolirungen gaben mir immer Bilder, die im Widerspruch zu denen von Hensen stehen. Bringt man einen Embryo des genannten Alters, in Fliesspapier eingewickelt, den Schwanz auf einem Objectträger mit einem Deckelglas bedeckt, in die feuchte Kammer, so bleibt das Thier einige Stunden am Leben. Bringt man nun nach etwa 3—4 Stunden das Objekt unter das Mikroskop, so sieht man, dass an den geschilderten Nervenfasern, besonders in der Umgebung der Kerne sich ungemein zierliche Varicositäten gebildet haben (Fig. 12). Dieselben haben ganz das Aussehen zusammengelaufenen Nervenmarkes, obgleich ihre Lichtbrechung noch nicht sehr intensiv ist. Vergleicht man Embryonen verschiedenen Alters, die auf dieselbe Weise behandelt sind, miteinander, so findet man, dass mit dem Alter des

Embryo auch die Stärke der Lichtbrechung zunimmt. Wir haben es hier mit der Bildung der Markscheide zu thun. Meist findet sich dieses sich bildende Nervenmark, wenn es zu den Tröpfchen und Kügelchen zusammenläuft, nicht blos in der Umgebung des Kernes der Nervenbildungszelle. Es finden sich diese Marktropfen auch in der Richtung auf die nächste Zelle hin, doch nie mit dem Nervenmark der andern Zelle vereinigt. Es muss ein Widerstand, eine Einschnürung vorhanden sein, die das Zusammenfliessen verhindert. Das Ganze sieht aus, wie die Einschnürung am Nerven des ausgewachsenen Thieres, wie Ranvier (l. c.), sowie Key und Retzius (l. c.) sie abbilden. Dabei erkennt man an diesen eingeschnürten Stellen eine schärfere Abgrenzung nach Aussen. Es hat sich die äussere Zellschicht incl. dem gebildeten Kern in die Schwann'sche Scheide umgewandelt. Bei so behandelten Objekten kann man dann auch sehr gut das Vorhandensein eines Axencylinders constatiren. Ob nun der Axencylinder durch centrifugales Auswachsen in die von mir als Nervenbildungszellen bezeichneten Zellen zur Peripherie gelangt ist oder ob er sich an Ort und Stelle gebildet hat, ist schwer zu entscheiden. Ich pflichte der letzten Anschauung bei, gestützt darauf, dass es sich ganz evident nachweisen lässt, dass zu derselben Zeit, wo die feine, centrifugal auswachsende Faser sich mit den peripher gelegenen Zellen verbindet, die letzteren schon unter einander verbunden sind. Meine Ansicht über die Bildung der peripheren Zellen geht, wie aus dem Dargestellten ersichtlich ist, darauf hinaus, dass ich mich für eine Entstehung des Nerven an Ort und Stelle in Verbindung mit einem Zusammentreten eines Ausläufers vom Centralorgan ausspreche.

Ich wende mich nun zu dem Muskelbündel, das ich verlassen habe bei der Besprechung der hellen, mit den Nerven in Verbindung stehenden, an der Aussenseite des Muskels sich befindlichen Masse. Ich stehe nicht an, dieselbe mit dem im Innern des Muskels gelagerten, hellglänzenden Kerne, dessen Entstehung und Lage ich oben geschildert habe, als die Anlage der Endigung des Nerven im Muskel zu bezeichnen. Es spricht dafür einmal ihr Zusammenhang mit peripherischen Nerven; ferner, untersucht man etwas ältere Larven von Tritonen und besonders von Salamandra maculosa, so sieht man Folgendes: hier sind dann im Innern des Muskels nur ein oder zwei Kerne gelagert, entsprechend der geringen Breite des Muskels, und geht hier (Fig. 13) von der aussen gelegenen hellen

Masse ein Fortsatz bis zu einem dieser Kerne und über diesen hinaus in die Muskelsubstanz. Es ist dies ein Verhalten der Nervenendigung, wie ich sie früher (l. c.) für das erwachsene Thier geschildert habe. Je älter eine Larve ist, desto mehr verkleinert sich die aussen am Muskel gelegene Substanz. In derselben treten (Fig. 14) vom 40. Tage an ein oder zwei Kerne auf, die sich durch nichts von den beim erwachsenen Thier an derselben Stelle befindlichen Kernen unterscheiden.

Was die Verhältnisse der Muskel- und Nervenentwicklung bei den Ophidiern betrifft, so findet sich kein fundamentaler Unterschied von dem, wie ich sie von den Amphibien geschildert habe. Vorwiegend liegt der Unterschied einmal in den Grössenverhältnissen — die Muskelfasern sind weit schmäler, die Kerne weit kleiner, als sie sich bei den Amphibien finden —, doch erfolgt die Bildung auf die nämliche Art und Weise. Die Kerne liegen in den ersten Stadien bis zu 4 Wochen in der Mitte des Muskelgliedes, nur einzelne in der Peripherie. Einige der letztern, die sehr klein, aber hellglänzend sind, finden sich an einem Punkt der Peripherie vereinigt, an dieser Stelle liegt aussen wieder eine hellglänzende, mit peripher verlaufenden Nerven zusammenhängende Masse. Ich konnte bei mehreren meiner Embryonen beobachten, dass in dieser Masse eine Anzahl von Kernen sich zu differenziren schien. Wir haben also hier das Nervenende im Muskel, den Nervenhügel in seiner ersten Bildung vor uns, und erklärt sich in der Verschiedenheit der Nervenendigung bei den Reptilien von denen der Amphibien die, wenn auch geringe, so doch vorhandene Differenz in der Muskel- und intramuskulären Nervenentwicklung (Fig. 17).

Ich lasse also die Muskelfaser der genannten Thiere sich aus einer Summe von Muskelbildungszellen (Primitivzellen), in denen sich eine Anzahl feinster Fibrillen ausscheidet, zusammensetzen. Die Kerne der Muskelbildungszellen, die sich theilen, stellen einestheils — es sind dies die grösseren — die Muskelkörperchen dar und entspricht dann ein Kern einer Anzahl Fibrillen; anderntheils — es sind dies die kleineren hellglänzenden — stehen sie einmal in Beziehung zur Sarkolemmabildung, und zweitens stellen sie mit dem sie umgebenden Protoplasma das Bildungsmaterial des intramuskulären Nervenendes dar. Dasselbe entwickelt sich auch an Ort und Stelle und tritt jedenfalls vor Bildung des Sarkolemmaschlauches mit dem extramuskulären Nervenende in Verbindung.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII u. XXIV.

Fig. 1. Furchungszellen zu einem Balken angeordnet. Erste Anlage der Muskelprimitivzellen.

Fig. 2. Erste Anlage der Muskelprimitivzellen. a. Kern mit Kernkörperchen.

Fig. 3. Erstes Stadium der sich bildenden quergestreiften Masse.

Fig. 4. Zweites Stadium. Zwei Fibrillen neben einander abgelagert.

Fig. 5. Muskelprimitivzelle mit sehr deutlich quergestreifter Masse. (Krause'sche Zwischenmembran.)

Fig. 6. Aneinandergelagerte Muskelprimitivzellen. (Figur 1 bis 6 sind bei Immersion 10. Ocular 3 (Hartnack) gezeichnet.)

Fig. 7. Muskelfaser, an der man noch sehr gut ihre Zusammensetzung aus Muskelprimitivzellen erkennt. a. Muskelkern. b. Die kleineren Kerne, die bei der Theilung der Kerne der Muskelprimitivzelle entstanden sind. c. Die aussen angelagerte Masse, aus der sich das Nervenende differenzirt. Objectiv 9 (mit Correction), Ocular 3. Alle Abbildungen 1—7 von Rana esculenta.

Fig. 8. Muskelfaser eines Embryo von Coronella laevis (4. Woche). Bezeichnung wie in Fig. 7. Vergrösserung wie Fig. 7.

Fig. 9. Muskel von Bombinator igneus (4. Woche) mit herantretenden Nerven, Objectiv 8. Ocular 3. (Hartnack.)

Fig. 10. Entwicklung der Nerven im Froschlarvenschwanze. a. Epithelzellen. b. Bindegewebskörperchen. c. Beginnende Differenzirung des Kerns in den Nervenbildungszellen. d. Centrales Ende. Immersion 10. Ocular 2.

Fig. 11. Entwicklung der Nerven im Froschlarvenschwanz. a. Pigmentzelle. b. Kern der Nerven. c. Nervenendigung am Muskel. Obj. 9 (mit Correction). Ocul. 1.

Fig. 12. Nerv nach Aufbewahrung in der feuchten Kammer. b. Kern des Nerven. Obj. 9. Ocul. 1.

Fig. 13. Nervenendigung im Muskel einer älteren Larve von Triton cristratus. a. Eintrittsstelle des Nerven in den Muskel.

Fig. 14. Dasselbe wie Fig. 13. Fig. 13 und 14 sind bei Immersion 10. Ocular 3, gezeichnet.

Zur Kenntniss der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris Ehrb.

Von

O. Bütschli.

Hierzu Tafel XXV.

Seit einiger Zeit haben sich die Rhizopoden einer erhöhten Aufmerksamkeit zu erfreuen, die namentlich schon in systematischer Beziehung reichliche Früchte getragen hat, nicht ganz so jedoch in Betreff der Fortpflanzungs- und Entwicklungserscheinungen, wie dies übrigens in der Natur der Dinge begründet ist und mit dem heutigen Stande unserer Kenntnisse aufs innigste zusammenhängt. Doch sind grade diese Verhältnisse bei den in Frage stehenden niedrigsten thierischen Organismen von der allerwichtigsten principiellen Bedeutung, nicht allein für die betreffende Organismengruppe selbst, sondern für unsre gesammten Kenntnisse von dem Wesen der Zelle, dem Grundsteine aller Morphologie.

Ich beabsichtigte ursprünglich nicht, die nachstehend zu besprechenden Beobachtungen vereinzelt mitzutheilen, sondern im Zusammenhang mit ausgedehnteren Forschungen über die Fortpflanzungserscheinungen der Infusorien. Ich werde dazu jedoch jetzt veranlasst, durch die rege Theilnahme, die den Rhizopoden von verschiedenen Seiten in letzter Zeit geschenkt wird und den Umstand, dass die Untersuchungen über die Infusorien noch eine geraume Zeit bis zu einem gewissen Abschluss erfordern werden.

Die neuesten Mittheilungen über die Arcellen haben R. Hertwig und E. Lesser[1]) gemacht. Von Fortpflanzungserscheinungen haben

1) Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen in M. Schultze's A. f. mikr. Anatomie Bd. X. Supplementheft. p. 97—99.

sie einmal Encystirung und dann auch Theilung beobachtet, letztere in ähnlicher Weise, wie Claparède und Lachmann[1]), die diesen Vorgang jedoch für eine Art Häutung halten zu müssen glaubten. Das Vorkommen einer wirklichen Conjugation, wie früher von Cohn angegeben wurde, glaubten sie dagegen in Abrede stellen zu müssen. Es findet sich nun aber gewiss auch Conjugation bei der Arcella vulgaris und diese Conjugation hat, wenn auch nicht immer, so doch häufig einen eigenthümlichen Fortpflanzungsprocess im Gefolge.

Hertwig und Lesser geben an, dass von den in der vermeintlichen Conjugation befindlichen Individuen stets das Eine eine tiefbraune, das Andre eine sehr helle Schale besitze, die letztere daher als eine neugebildete betrachtet werden müsse. Letzteres ist richtig, es kommen aber auch Verbindungen von zwei und auch drei Individuen vor, die sämmtlich tief braun gefärbte Schalen besitzen, wo also nur an eine Verbindung gleichwerthiger Individuen, nicht aber an eine Theilung oder Häutung gedacht werden kann.

Die erste Beobachtung über die jetzt zu beschreibende, im Gefolge der Conjugation eintretende Fortpflanzung, machte ich grade an drei mit einander conjugirten Thieren, die ich am 12. October Mittags antraf und zur weiteren fortlaufenden Beobachtung in einem kleinen Uhrgläschen in einigen Tropfen Quellwasser isolirte. Die drei in fester Verbindnng mit einanderstehenden Thiere (Fig. 1) zeigten eine gewisse Regelmässigkeit in der gegenseitigen Stellung ihrer Schalen, jedes der Thiere hatte nämlich den Schalenrand gegen die Schalenöffnung eines der andern Thiere gelehnt. Dass auch die eigentliche Leibesmasse der Arcellen in wahrer Verbindung stand, dass dieselben nicht nur etwa äusserlich aneinander hafteten, zeigte sich sehr deutlich bei der Trennung der Thiere, die nur kurze Zeit nach ihrer Isolation in dem Uhrgläschen erfolgte. Man sah nämlich dann deutlich breite Protoplasmabrücken sich noch zwischen den Schalenöffnungen der Thiere ausspannen, die schliesslich in der Mitte durchrissen und theils dem einen, theils dem andern Thiere folgten. Während der in Fig. 1 abgebildeten Vereinigung der 3 Thiere war theils wegen den ein Hinderniss bietenden Schalen, theils desshalb, weil ich die Thiere nicht ernstlich stören wollte, nicht viel von dem Verhalten ihrer Protoplasmakörper zu sehen, aus welchem Grunde auch auf Fig. 1 nur das Stellungsverhältniss der Schalen zu einan-

---

1) Claparède und Lachmann. Études sur les infusoires, T. I p. 445.

der angegeben ist. Nachdem sich die Thiere im Laufe des Nachmittags vollständig von einander entfernt hatten, zeigte sich an ihnen weiter nichts auffallendes. Am folgenden Morgen hingegen zeigte das eine der Thiere das in Fig. 2 wiedergegebene interessante Verhalten. Der Protoplasmakörper desselben hatte sich ziemlich beträchtlich von der Schale zurückgezogen und in der ihn umgebenden Flüssigkeit wimmelten viele Vibrionen umher, ohne dass jedoch die Lebensthätigkeit des Thieres aufgehört hätte, obschon es keine Pseudopodien mehr aussendete. Auf der Rückenseite[1]) der Protoplasmascheibe lag, dieser dicht angeschmiegt, eine Doppelreihe stumpfeckiger, zellenartiger, protoplasmatischer Körper. Dieselben bildeten flache, dem Protoplasmakörper des Thieres dicht angeschmiegte Scheiben, die jedoch, wie man bei randlicher Stellung derselben erkennen konnte, mit dem Protoplasmakörper der Arcella, in dem ich nur einen Kern mit Deutlichkeit beobachtete, nicht mehr in Zusammenhang standen. Im Uebrigen war die Beschaffenheit ihres Protoplasmas dem der Arcella ganz gleich. Bewegungen habe ich am Morgen des 13. an diesen Körpern noch nicht wahrgenommen. Gegen Mittag jedoch konnte man leicht erkennen, dass ein Theil der Körper sich lebhaft amöboid bewegte und zwischen dem Protoplasmakörper der Mutter und ihrer Schale herumkroch, womit natürlich auch die oben beschriebene Anordnung der fraglichen Körper verloren ging. Fernerhin liess sich jetzt auch an vielen eine pulsirende Vacuole mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit wahrnehmen. Mit geringerer Sicherheit glaube ich auch die Theilung eines Körpers gesehen zu haben.

Um 5 Uhr Nachmittags hatte sich der Protoplasmakörper des Thieres ganz in die eine Hälfte der Schale hinübergezogen (Fig. 3) und der grösste Theil der kleinen, sehr beweglichen Amöben befand sich nun in der andern Schalenhälfte. Bei genauem Zusehen ergab sich nun, dass eine derselben sich schon aussen auf der Schale dicht neben der Mündung befand. Ich setzte nun die Beobachtung anhaltend fort und konnte zu meinem grossen Vergnügen innerhalb $1^1/_2$ Stunden noch 7 andere zur Schalenöffnung herauskriechen sehen. Dieselben trieben sich eine Zeit lang auf der Schale umher, um sich von dieser zu entfernen, sobald sie einen geeigneten Stützpunkt für

1) Wenn man unter der Bauchseite die die Oeffnung tragende Schalenfläche versteht.

ihre Weiterbewegung fanden. Um 8 Uhr Abends fand sich, dass noch eine neunte Amöbe ausgekrochen war.

Die kleinen Amöben enthalten eine contractile Vacuole und einen schwer sichtbaren, als heller Fleck sich markirenden Kern; sie bewegen sich durch Vorschieben kurzer, sehr stumpfer Fortsätze, die sich kaum hie und da an einer Stelle einbuchten und etwas lappig werden, gewöhnlich ist nur ein einziger solcher Fortsatz in Thätigkeit.

Die kleinen Amöben selbst, die ich für die Brut der Arcella zu halten mich berechtigt glaube, konnte ich nicht in ihrer ferneren Entwicklung verfolgen, da hierzu jedenfalls die Zucht unter dem Deckgläschen unzureichend ist und die Kleinheit ihre anhaltende Verfolgung unmöglich macht.

Zunächst will ich jedoch des Schicksals der beiden andern aus der Conjugation hervorgegangenen Arcellen gedenken. — Am Abend des 13. Oct., also etwa 30 Stunden nach aufgehobener Conjugation, zeigte das zweite der Thiere an dem Rande seines Protoplasmakörpers sich grade gegenüber liegend je zwei der uns bekannten Fortpflanzungskörper, die dicht zusammenstanden. Im Gegensatz zu der raschen Entwicklung, die die Fortpflanzungskörper des erstbeschriebenen Thieres erfuhren, zeigten nun die des zweiten einen recht langsamen Entwicklungsgang, hingegen blieb in diesem Falle die Arcella selbst sehr beweglich, indem sie beständig eine mässige Zahl von Fortsätzen ausgestreckt hatte. Im Laufe des 14. nahm ich keine namhaften Veränderungen wahr; am 15. Morgens hingegen hatte sich die Zahl der Fortpflanzungskörper auf 7 erhöht (Fig. 4), von welchen jedoch noch keiner eine contractile Vakuole oder amöboide Bewegung zeigte. Drei deutliche Kerne liessen sich im Sarkodeleib des Mutterthieres wahrnehmen und das Spiel seiner nicht grade zahlreichen contractilen Vacuolen deutlich verfolgen. — Dieselben Verhältnisse zeigte das Thier noch am Morgen des 16. October. Die weitere Entwicklung dieses Thieres konnte nicht verfolgt werden, da es durch einen unglücklichen Zufall abhanden kam.

Das dritte der conjugirten Individuen starb bald nach der Trennung der Thiere ab, ohne dass sich an ihm eine Entwicklung von Fortpflanzungskörpern gezeigt hätte.

Ich habe nun noch eine Anzahl conjugirter Paare isolirt, über die ich jetzt noch kurz berichten will. Am 14/8. wurde ein Paar isolirt, die Thiere trennten sich wiederum sehr bald und zeigten im Laufe

des 15. keine weitere Entwicklung. Am 16. Morgens fand ich das eine Thier in einer eigenthümlichen Verfassung, die auch von Claparède und Lachmann schon beobachtet wurde; es war nämlich ein höchst beträchtlicher Theil des Protoplasmakörpers des Thieres als eine breite scheibenförmige Masse aus der Schale herausgekrochen (Fig. 5) und hatte sogar einige Vacuolen mit sich geführt. Als das Thier nun den 16. Abends wieder untersucht wurde, lag dicht neben ihm eine helle, dünne kreisrunde Schale (oder besser Platte) ohne weitere Structur, ohne eine Andeutung einer Oeffnung und von demselben Durchmesser wie die Schale der Arcella. Protoplasma befand sich an ihr nicht und das Protoplasma der Arcella hatte sich vollständig wieder in seine Schale zurückgezogen. Leider ging das Thier sammt seinem Gefährten bald darauf zu Grunde, so das eine weitere Entwicklung nicht festzustellen war. Es kann nun nicht wohl einem Zweifel unterliegen, dass ich hier den leider durch irgend welchen Umstand gestörten und daher unvollendet gebliebenen Vorgang der Häutung, wie ihn Claparède und Lachmann auffassen, oder der Theilung nach Hertwig und Lesser, beobachtet habe. Jedenfalls ist es von Interesse, diesen Vorgang wenigstens in seinem Beginn an einem Thier fortlaufend constatirt zu haben.

Am 16. Oct. isolirte ich wiederum ein Paar conjugirter, tiefbrauner Arcellen, die sich ebenfalls wieder sehr bald trennten. Am folgenden Morgen enthielt jedes der Thier in seiner Schale eine sehr ansehnliche Gasblase, die bei dem einen nahe die Hälfte der Schale ausfüllte. Plötzlich brach bei diesem Thier das Protoplasma in einem breiten Strom aus der Schalenöffnung hervor, ähnlich wie in dem vorhin beschriebenen Fall, die Gasblase wurde dabei mitgerissen, so dass dieselbe sich fast vollständig ausserhalb der Schale befand, im Protoplasma war sie jedoch jedenfalls nicht eingeschlossen. Am Abend desselben Tages war das Protoplasma jedes der Thiere vollständig in die Schale zurückgezogen, die Gasblase unverändert noch vorhanden.

In Bezug auf die Entwicklung von Gasblasen innerhalb der Schale, erlaube ich mir nun noch folgende Mittheilung. Ich traf sehr häufig auf Arcellen mit solchen Gasblasen, die sehr verschiedene Grösse besitzen können, häufig jedoch, wie in dem oben erwähnten Falle einen sehr ansehnlichen Durchmesser erreichen. In Bezug auf die chemische Beschaffenheit dieses Gases muss ich die Beobachtung, dass dasselbe von Kalilauge allmählich und stetig bis auf den

letzten Rest absorbirt wird, für entscheidend halten. Es kann unter den vorliegenden Umständen kaum zweifelhaft sein, dass wir es wohl mit Kohlensäure zu thun haben, dennoch muss es sehr auffallend erscheinen, dass diese Kohlensäureblasen so lange der Absorption durch das die Arcella umspülende Wasser widerstehen sollten.

Indem wir wieder zu den beiden besprochenen, aus der Conjugation hervorgegangenen Arcellen zurückkehren, muss ich zunächst hervorheben, dass den Morgen des 18. Oct. die Gasblasen in beiden Thieren völlig verschwunden waren, ausserdem hatte sich das Protoplasma sehr vermindert oder contrahirt, die Thiere selbst bewegten sich aber noch sehr munter. Neben dem Protoplasmakörper des einen fanden sich nun aber auch wieder drei höchst deutliche Fortpflanzungskörper. Die grosse Reduction, die der Protoplasmaleib dieses Thieres schon erfahren hatte, lässt die Möglichkeit nicht vollständig von der Hand weisen, dass hier vielleicht schon junge Brut während der Nacht sich entfernt hatte, wiewohl in diesem Falle die Entwicklung eine ungemein rasche gewesen wäre. Durch ein plötzlich eintretendes Unwohlsein wurde ich nun leider verhindert, vor dem 20. Oct. wieder nach den Thieren zu sehen, wo beide abgestorben waren.

Zum Schlusse der Mittheilung des Beobachteten will ich noch kurz der eigenthümlichen Formen gedenken, die ich mehrfach sah und in Fig. 6 abgebildet habe. Die Schale dieser Arcellen hat in einer, durch die Axe der normalen Schale gehenden Ebne eine mehr oder weniger beträchtliche Krümmung erfahren, so dass die Schalenöffnung sich unterm tiefsten Punkt der concaven Einkrümmung befindet. Ich glaubte ursprünglich hier vielleicht einen Theilungszustand vor mir zu haben, indem sich ja durch Halbirung in der Symmetrieebene aus diesen Formen zwei nahezu normale Arcellen erzeugen liessen, doch hat eine mehrere Tage lang fortgesetzte Beobachtung eines derartigen Thieres nicht den geringsten Anhaltspunkt für diese Anschauung ergeben, das Thier zeigte nicht die geringste Veränderung.

Die von mir im Vorstehenden geschilderte Fortpflanzungsweise der Arcella vulgaris durch eine Amöbenbrut leidet an einer Beobachtungslücke, es ist nämlich die Frage nach der ersten Entstehung der Fortpflanzungskörper eine offene geblieben, wie wohl jedermann geneigt sein wird, dieselben auf die einfachste Weise durch einen Abschnürungs- oder Sprossungs-Process aus dem Protoplasmakörper

der Mutter hervorgehen zu lassen. Die sichere Beobachtung dieses Punktes wäre namentlich auch desshalb von hoher Wichtigkeit, um dadurch jeden Zweifel, dass wir es hier etwa mit Parasiten zu thun hätten, die sich innerhalb der Arcellaschale entwickelten, zu bannen. Der Parasitismus hat in der Frage nach der Fortpflanzung der Protozoën schon grosse Verwirrungen angerichtet, so auf der einen Seite den ersten Anstoss zu der irrigen Meinung, dass die Infusorien Spermatozoën entwickelten und andrerseits die vermeintliche Fortpflanzung der Infusorien durch acinetenartige Embryonen, auf die Häckel noch neuerdings seine morphologischen Ansichten über die Infusorien basirte.

Da nun die Beobachtung über die erste Entstehung der Fortpflanzungskörper der Arcella noch nicht entschieden hat, so ist es jedenfalls von Wichtigkeit, wenn wir in der Lebensgeschichte anderer, verwandter Organismen einen ähnlichen Fortpflanzungsprocess antreffen und dies ist nach meiner Auffassung in einem ziemlichen Grade der Fall bei der Fortpflanzung der Noctiluca miliaris durch Zoosporen, wie uns die Untersuchungen von Cienkowski[1]) gelehrt haben. Hier sehen wir das Protoplasma des Mutterthieres hügelartige Emporstülpungen bilden, die sich ihrerseits noch mehrfach theilen und zu einer Art Scheibe auf der Oberfläche der Mutter vereinigt sind. In ganz ähnlicher Weise können und müssen wir wohl uns die Entstehung der Fortpflanzungskörper bei unserer Arcella vorstellen.

Schliesslich wird bei Noctiluca aus den Fortpflanzungskörpern eine geisselnde Zoospore, bei Arcella jedoch eine kleine recht bewegliche Amöbe, die sich vom Mutterthier entfernt. Als Hauptargumente für die Ableitung der Fortpflanzungskörper vom Protoplasma des Mutterthiers lassen sich noch anführen, die starke Reduction, die dasselbe nach der Ausbildung der Brut stets zeigt (vgl. Fig. 3), die übereinstimmende Beschaffenheit beider, und dann schliesslich, dass sich die Fortpflanzungskörper in unter dem Deckgläschen isolirten Arcellen eingestellt haben, die vorher keine Spur von ihnen zeigten. Die Conjugation aber scheint, wenn auch häufig, so doch nicht immer dem Eintreten dieser Fortpflanzungserscheinung voraus zu gehen[2]).

---

1) Cienkowski, Ueber Noctiluca miliaris, Sur. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 9. p. 47.

2) Die spärlichen Beobachtungen, welche über die Fortpflanzung der

Könnte man die jungen amöbenartigen Arcellen auf ihrem ferneren Lebenspfade verfolgen und ihre Ausbildung zu beschalten Amöben belauschen, so wäre dies gewiss der beste Weg, jeden Zweifel zu heben und es würde sich dabei auch die nicht unwichtige Frage lösen, wie sich die Amöbe allmählich die Arcellaschale bildet. Dies wäre jedenfalls von grossem Interesse, denn ich kann die Zweifel, die mir darüber aufgetaucht sind, ob solche Formen wie die Pseudochlamys patella Claparède und Lachmann's und die Arcella patens derselben Forscher nicht doch in den Entwicklungskreis der Arcella vulgaris gehören, nicht ganz unterdrücken.

In Betreff des Schalenbaues der Arcella vulgaris will ich mir hier am Schlusse noch eine Bemerkung erlauben. Die Schale der Arcella ist nämlich, wie man sich nur schwer am lebenden Thier, leicht jedoch an in einem gewissen Zerfall begriffenen leeren Schalen überzeugen kann, deutlich aus zwei Lagen aufgebaut. Die, aus hexagonalen Feldchen sich zusammensetzende hübsche Zeichnung der Arcellaschale gehört nämlich einer äusseren Schichte an, die einer inneren, der Zeichnung entbehrenden Schicht aufsitzt. Man findet nämlich leere Schalen, von welchen die äussere gefelderte Schicht theilweise abgefallen ist und überzeugt sich dabei, dass dies in der Weise geschieht, dass die einzelnen hexagonalen Feldchen sich sowohl von einander, als auch von ihrer Unterlage lösen; häufig bekommt man noch ganz vereinzelt der tieferen Schalenschicht aufsitzende hexagonale Feldchen der äusseren Schicht zur Ansicht. Es muss also die äussere gefelderte Schicht, als aus einer dichten Aneinanderreihung niederer und nach den Untersuchungen Hertwig und Lesser's hohler hexagonaler Prismen zusammengesetzt, aufgefasst werden, die durch die zerstörenden Einflüsse langer Maceration wieder aus ihrem innigen Verband gelöst werden können.

Frankfurt a. M., December 1874.

---

eigentlichen Foraminiferen vorliegen, namentlich die von M. Schultze und Str. Wright, lassen sich mit der beschriebenen Fortpflanzung von Arcella leicht in Einklang bringen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Fig. 1. Die in Conjugation befindlichen Thiere von Arcella vulgaris am 12. Oct. 1874. Mittags.

Fig. 2. Eines der Thiere am Morgen des 13. von der aboralen Seite gesehen.

Fig. 3. Dasselbe Thier den 13. um 5 Uhr Nachmittags, von der oralen Seite gesehen; x eine schon aus der Schale gekrochene kleine Amöbe.

Fig. 4. Ein zweites Individuum aus der dreifachen Conjugation Fig. 1, von der aboralen Seite gesehen, am 15. Oct. Morgens.

Fig. 5. Ein aus der Conjugation hervorgegangenes Thier, das einen grossen Theil seines Protoplasmakörpers aus der Schale austreten hat lassen und im Begriff steht eine neue Schale zu bilden.

Fig. 6. Ein Thier mit eigenthümlicher, abnorm gebauter Schale.

Untersuchungen über das Riechepithel.

Von

Dr. **A. v. Brunn,**

Prosector in Göttingen.

Hierzu Taf. XXVI.

Von den neueren Untersuchern der Riechschleimhaut hat Exner (Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissenschaften z. Wien, Bd. LXIII und LXV) die Angaben Max Schultze's (Untersuchungen über d. Bau d. Nasenschleimhaut. Halle 1862), dass das Epithel derselben aus zwei streng von einander zu sondernden Elementen, den sog. Epithelial- und Riechzellen bestehe, für irrig erklärt, während Hoffmann (Onderzoekingen over den anatomischen bouw van de membrana olfactoria. Amsterdam 1866), Babuchin (Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, Bd. II. Leipzig. 1872) und Martin (Studies from the physiological laboratory in the University of Cambridge, Part. I, 1873) demselben in allen wesentlichen Punkten beistimmen. Meine Untersuchungen haben ebenfalls Resultate ergeben, die mit den Angaben von M. Schultze übereinstimmen und denen von Exner bezüglich dieser Frage diametral entgegengesetzt sind; sie haben mich noch einige neue, von den bisherigen Beobachtern nicht oder wenig erwähnte Unterscheidungsmerkmale zwischen beiden Zellarten kennen gelehrt und mir ausserdem die Kenntniss einer bisher nicht beschriebenen Membrana limitans olfactoria, einer äusseren Begrenzungshaut der Riechschleimhaut, verschafft, deren Beziehungen zu den Enden der geruchpercipirenden Elemente denen analog sind, die sich bei der Membrana limitans externa der Netzhaut finden.

Die Differenz zwischen M. Schultze und Exner ist in kurzen Worten folgende:

Während Schultze, gestützt auf die verschiedenen Formverhältnisse der »Epithelial- und Riechzellen« eine fundamentale Differenz zwischen beiden annimmt, aus der varicösen Beschaffenheit der Fortsätze der letzteren schliesst, dass sie als nervöse Elemente zu betrachten seien und die Hypothese aufstellte, dass die Olfactoriusfibrillen direct in die centralen Fortsätze jener übergehen, — will Exner die beiden Zellarten nicht von einander trennen, sondern behauptet, dass eine vollständige Kette von Uebergangsformen zwischen beiden existire; er erklärt beide für Endorgane des Riechnerven, dessen Fasern sich einerseits in ein subepitheliales — protoplasmatisches? — Netzwerk auflösen sollen, aus dem andrerseits alle Zellen des Epithelstratums hervorgehen. Ich schildere zunächst die Formen und Lagerung der Elemente der Epithelschicht, wie man dieselben übereinstimmend in den Riechschleimhäuten der von mir untersuchten Säugethiere — Hund, Katze, Kaninchen, Schaf, Kalb findet, und werde nur bei der Beantwortung von Fragen, für die sich die Riechschleimhaut der benutzten Amphibien (Rana temporaria und Salamandra maculosa) besonders eignet, die Untersuchung von solchen speciell zu Grunde legen.

Alle Zellen der Epithelschicht durchsetzen die ganze Dicke derselben und ihre Länge, sofern sie vollkommen erhalten sind, ist demnach mit der Mächtigkeit der Schicht identisch; dieselbe differirt je nach der Species vielfach, sie beträgt beim

Hund 0,10—0,12,
Kalze 0,13,
Kaninchen 0,12,
Schaf 0,12,
Kalb 0,13,
Frosch 0,14,
Salamander 0,22—0,28 Mm.

Die Riechzellen sind bipolare Zellen, jederseits in einen fadenförmigen Fortsatz übergehend; der centrale derselben ist bei weitem dünner als der peripherische und an allen Zellen von ungefähr gleicher Dicke, die Stärke des peripherischen ist verschieden, zwischen 0,001 und 0,0005 bei Säugethieren, 0,003—0,001 beim Salamander. Die Körper der Riechzellen sind von der Oberfläche der Schleimhaut sehr verschieden weit entfernt, bald liegen sie unmittelbar auf dem subepithelialen Gewebe auf, bald viel näher der Oberfläche, doch nie unmittelbar unter derselben, — die Entfernung

der am meisten peripherisch gelegenen von der freien Qberfläche beträgt ungefähr 0,04 Mm. Bei einigen Thieren ist auch die tiefstgelegene Schicht, in einer Dicke von ca. 0,004 Mm. frei von denselben, so z. B. bei der Katze — s. Fig. 1.

Bei allen von mir untersuchten Säugethieren haben die Körper dieser Zellen eine ganz characteristische Gestalt, sie sind nämlich ausnahmslos exquisit birnförmig, mit der Spitze der Oberfläche zugewandt; der runde Kern nimmt stets den centralen dickeren Theil der Zelle ein und füllt denselben vollständig aus, so dass nur im oberen kegelförmigen Theil körniges Protoplasma übrig bleibt, das sich an den Seiten des Kernes etwas hinabzieht und also denselben oben umgiebt, wie das Eichelnäpfchen die Eichel. Diese Form der Riechzellenkörper ist so ganz charakteristisch, dass der Anblick des isolirten Körpers denselben als einer Riechzelle angehörig mit voller Gewissheit erkennen lässt, — und die Erscheinung ist an Osmiumpräparaten aus Säugethierriechschleimhäuten so constant, dass man mit Recht erstaunt, die Angabe derselben in den Schilderungen aller bisherigen Untersucher zu vermissen (Fig. 1 und 2). Der runde Kern erscheint an Osmiumpräparaten homogen und lässt ein Kernkörperchen nur bei Anwendung von stärkeren ½—1% Lösungen und nach langer, etwa 10tägiger Einwirkung, erkennen, — schwächere Lösungen lassen es nicht hervortreten. Dasselbe ist dagegen in Isolationspräparaten aus Kalilauge sehr deutlich, wie Henle (Eingeweidelehre) angibt. Das Protoplasma ist feinkörnig und enthält nur sehr selten Pigmentkörnchen; aus ihm geht an der Spitze ganz allmählich der peripherische Fortsatz hervor, der homogen ist und ab und zu die bekannten Varicositäten zeigt. Es hält bei allen Thieren nicht schwer, denselben bis zur Oberfläche zu verfolgen, — auf die Art der Endigung daselbst komme ich später zurück, — der centrale Fortsatz bietet viel grössere Schwierigkeiten dar. Sein Ursprung aus dem Zellkörper, stets genau gegenüber gelegen dem des peripherischen, erfolgt nie wie dort durch allmähliche Verjüngung des Zellenleibes, sondern stets plötzlich, — der Fortsatz sitzt an dem hier glatten und runden Körper ohne Uebergang an, — man könnte sagen, der peripherische sitze am Körper, wie der Stiel an der Birne, der centrale wie derselbe an der Kirsche an, Wegen seiner Zartheit und Dünne — er ist stets unmessbar fein — reisst letzterer leicht in der Nähe des Zellenleibes ab, so dass es mir bei Säugethieren höchstens geglückt ist, ihn in der doppelten

Länge des Körpers zu isoliren; aber ihn durch die ganze Dicke des Epithellagers zu verfolgen ist mir ab und zu in der Riechschleimhaut des Frosches, regelmässig in der des von Martin (a. a. O.) empfohlenen Salamanders (Sal. maculosa) gelungen, und will ich seiner Beschreibung meine Erfahrungen an diesem Object zu Grunde legen, bei dem die fraglichen Elemente zugleich durch ihre enorme Länge — sie erreichen bis 0,285 mm. — höchst günstig erscheinen müssen. Die Form der Riechzellenkörper ist bei Frosch und Salamander nicht durchgängig die beschriebene birnförmige, sondern eine meist ovale (Fig. 3); indessen geht auch hier der peripherische Fortsatz meist allmählich aus der Zelle hervor, während der centrale unvermittelt an dem glatten gerundeten innern Theile derselben ansitzt; häufig ist seine Ursprungsstelle durch ein dunkles, glänzendes Pigmentkorn gekennzeichnet. Von da geht er nun in schnurgrader Richtung und ohne sich je zu theilen nach Innen zwischen den Epithelialzellen durch. Unmittelbar unter den Basen der letzteren sieht man sie nicht selten mit denselben Fortsätzen in der Nähe gelegener Zellen derselben Art in Verbindung treten, — die Vereinigungen mit solch' feinen Fasern sind so zahlreich, dass ein dichtes Netzwerk entsteht, in diesem also endigen die centralen Fortsätze. Dasselbe breitet sich unmittelbar unter der Epithelschicht aus, — ein dichter, aus hie und da variкösen Fibrillen gewebter Filz, in dem hie und da sternförmige Zellen vom Ansehen kleiner Ganglienzellen liegen und das einzelne Blutgefässe enthält.

In Fibrillen von ganz demselben Aussehen lösen sich nun, wie M. Schultze es beschrieben und abgebildet hat, die Bündel des N. olfactorius in den obersten Schichten der Schleimhaut auf, doch ist es mir nicht gelungen, den directen Zusammenhang dieser Fibrillen mit denen des beschriebenen von den centralen Fortsätzen der Riechzellen gebildeten Netzes zu sehen. Ich kann demnach ebenso wie Schultze den Zusammenhang nur für möglich erklären, aber ihn nicht behaupten. Das Ansehen der Epithelialzellen ist von dem der Riechzellen ganz ausserordentlich verschieden; es ist richtig und ausführlich, soweit ich weiss, nur von Babuchin (a. a. O.) beschrieben und habe ich seiner Schilderung eigentlich Neues nicht beizufügen. Diese Zellen sind dazu bestimmt, alle Zwischenräume zwischen den Riechzellen auszufüllen, eine Stützsubstanz darzustellen, in der dieselben eingebettet sind und wird man sich von ihrer Form wohl die beste und zu-

treffendste Vorstellung machen, wenn man sich wie Babuchin, dieselben als ursprünglich weiche Cylinder denkt, in welche sich die seitlich anliegenden Riechzellkörper so hineingedrückt haben, dass nischenförmige Höhlungen entstehen, in denen die Riechzellenkörper lagern. Die weiche Substanz der Epithelialzellen drängt sich bei diesem Prozess in Form mehr weniger dünner Platten in alle Lücken zwischen den Riechzellen ein und es treten so die benachbarten Epithelialzellen wohl auch mittels solcher blattförmigen Fortsätze mit einander in Verbindung und bilden ein System von Hohlräumen, deren Form mit der Gestalt der Riechzellenkörper identisch ist. — Oberhalb der Grenze der Riechzellenschicht, — wo also nur noch die peripherischen Fortsätze dieser Zellen der Oberfläche zustreben, konnte sich die ursprüngliche Cylinderform der Epithelialzellen erhalten; in diesem Theile liegt constant der Kern und zwar stets in dem der Oberfläche abgewandten Ende, von dem freien Ende also um 0,004 Mm. ungefähr entfernt. Der Kern ist oval, an Präparaten aus Kali durch den Mangel des Kernkörperchens deutlich von dem der Riechzellen unterschieden, an Osmiumsäurepräparaten, namentlich von Säugethieren durch seine langgestreckte, schmale Gestalt leicht zu erkennen. Er ist so schmal, dass er im Zellkörper vollständig Platz findet und nie eine Auftreibung desselben bewirkt, wie bei den Riechzellen.

Bei Thieren, bei denen sich die Zone der Riechzellen nicht bis an die Basen der Epithelialzellen erstreckt, sondern, wie bei der Katze, etwas oberhalb derselben aufhört, kann auch der untere Theil der letzteren Cylinderform bewahren (s. Fig. 1) und das tritt namentlich an Flächenschnitten (Fig. 4) deutlich hervor. Das ist auch die einzige Gegend, in der ich häufig wirkliche Theilungen der Epithelialzellen habe bemerken können, während ich deren Vorkommen in der Höhe der Riechzellenkörper nie mit Sicherheit constatirt habe, sondern glaube, dass, wo dieselben beschrieben sind, die Schuld theils an zu eingreifender Behandlung, theils an optischen Täuschungen, hervorgerufen durch die beschriebenen Nischen, lag. — Es sind nach dem Allen Differenzen in der Form der beiden Zellenarten vorhanden, und unvermittelte Differenzen, welche das Festhalten an der Unterscheidung beider entschieden zur Pflicht machen. Ihr Ansehen und ihr Verhältniss zu einander erinnert zu lebhaft an das der Stützsubstanz und der Körner in der Körnerschicht der Retina, als dass man einen Vergleich mit derselben unterlassen könnte.

Die Stäbchenfasern und Körner entsprechen vollständig den Riechzellen, die Stützsubstanz der Schichte verhält sich ähnlich zu jenen, wie die Epithelialzellen zu diesen: beide bilden hohlkugelige Kapseln für die Körper der Sinneszellen, — freilich mit dem Unterschiede, dass in der Riechschleimhaut die Epithelialzelle die Axe eines Riechzellenbündels einnimmt und höchstens halbkugelgrosse Nischen bildet, in der Netzhaut dagegen die einer Zelle entsprechende kegelförmige Abtheilung der Stützsubstanz der Körnerschicht in ihrem Inneren ganze Hohlkugeln für eine grössere Anzahl von Zellen enthält und ihr Kern nicht ober- sondern unterhalb der höhlenbildenden Abtheilung der Zelle, — in der äusseren gangliösen Schicht sich befindet. Aber in der Hauptsache verhalten sie sich gleich: beide stellen die Stützsubstanz für die bipolaren Sinneszellen dar und nehme ich keinen Anstand, beiden diese Function in gleicher Weise zuzuschreiben, — auch ihre Endigung an der Oberfläche ist, wie in Nachstehendem gezeigt werden soll, eine darauf hindeutende. Der Sitz des Pigmentes der Riechschleimhaut ist, ausgenommen die erwähnten inconstanten und stets ganz geringen Pigmentmengen an den Polen der Riechzellen, in den Epithelialzellen, und zwar sind es bei den meisten Thieren ausschliesslich die centralen Theile derselben, die mit bald braunem, bald schwarzem Farbstoff imprägnirt erscheinen, der meist, wie bei Hund, Katze, Frosch, Salamander körnig, bald, wie beim Schaf und Kaninchen diffus ist, — doch scheinen in der Hinsicht auch innerhalb der Species individuelle Verschiedenheiten vorzukommen. — Die Basen der Epithelialzellen nun, die je nachdem die Zone der Riechzellenkörper bis an dieselben heranreicht, oder höher oben aufhört, im Querschnitt bald sternförmig, bald cylindrisch sind, stehen auf dem subepithelialen Gewebe auf, in dem sich die Olfactoriusfasern verzweigen; — irgend welchen Zusammenhang dieser Zellen mit darunterliegenden Gebilden habe ich nie aufgefunden, dieselben vielmehr stets scharf abgeschnitten endigen gesehen.

Wie steht es nun aber mit dem subepithelialen Protoplasmanetz, das von Exner beschrieben ist? Ich muss leider gestehen, dass ich vergeblich nach einem solchen gesucht habe, aus dem, die Epithelial- und Riechzellen entspringen sollen. Die Abbildungen bei Exner Fig. 3 und 19 seiner ersten Abhandlung sprechen mir dafür, dass Exner die centralen Theile der Epithelzellen, die ja allerdings in ihrer Gesammtheit ein Maschenwerk bilden, in dem

die Körper der Riechzellen liegen, für ein besonderes Netz angesprochen hat; dazu stimmt es denn freilich, dass zwischen diesem »Netz« und den Epithelialzellen keine Grenze sichtbar ist. In seiner zweiten Arbeit hebt er allerdings — was in der ersten nicht geschehen war, — besonders hervor, er nenne subepitheliales Netzwerk nur ein solches, das unterhalb der unteren Grenze der Pigmentirung gelegen sei, — ich habe mich aber von dem Vorhandensein eines solchen absolut nicht überzeugen können, kann also selbstverständlich auch nicht anders, als die von Exner angenommene Olfactoriusendigung bezweifeln.

Wie endigen nun Epithelial- und Riechzellen an der Oberfläche? Da habe ich nun zu betonen, dass, wie sich das bei den Säugethieren besonders schön nachweisen lässt, eine Membran, die von mir in einer vorläufigen Mittheilung (Centralblatt 1874 No. 45) als Membrana limitans olfactoria beschrieben wurde, die Epithelialzellen sämmtlich bedeckt und nur für die peripherischen Riechzellenfortsätze Poren besitzt, in welchen diese letzteren stecken, so dass sie, im Gegensatz zu den Epithelialzellen, frei an der Oberfläche endigen und allein von der durch die Nasenhöhle streichenden Luft getroffen werden. Die genannte Membran liegt auf der Oberfläche auf und macht den Eindruck eines dünnen, darüber gegossenen und erstarrten Gusses; letzteres hauptsächlich dadurch, dass sich auf ihrer inneren Seite ein System von niederen Leisten von 0,001—0,003 Mm. Höhe befindet, die sich zwischen die benachbarten Epithelzellen hineinsenken und also ein der Mosaik derselben congruentes Netzwerk darstellen (Fig. 5). Die Maschen dieses Netzes haben die Grösse der Epithelialzellen und sind demnach meist einander gleich gross, mitunter aber auch ungleichmässig. Für die peripherischen Riechzellenfortsätze finden sich nun kurze Kanäle, welche die erhabenen Leisten der Limitans senkrecht zur Oberfläche durchsetzen, denselben Durchmesser, wie jene Fortsätze, oder einen wenig grösseren haben und völlig offen sind. Die in ihnen steckenden Riechzellenfortsätze dringen über das Niveau der Limitans nie vor, doch kann man auch nicht genau erkennen, wieweit sie sich in den Canälen erstrecken, da man von ihnen innerhalb abgerissener, im Profil gesehener Stücke der Haut Nichts sehen kann. Diese Membran lässt sich aus mit Osmiumsäure behandelten Riechschleimhäuten ohne Mühe darstellen und zwar ist es nöthig, sich, wenn man über das Verhältniss der Zellen zu ihr Gewissheit haben

will, verschiedener starker Lösungen zu bedienen. Zur Isolation der Membran in grösseren Stücken eignen sich am besten schwache Lösungen von 0,1—0,05%, da sie die Kittsubstanz zwischen den Riechzellfortsätzen und den Porenwänden auflösen; ich erhielt mit Hilfe solcher Lösungen Stücke der Membran bis zu 0,6 mm. □; für das Gelingen der Isolation ist eine Einwirkung des Reagens von mindestens 3 Tagen erforderlich. Die Limitans erscheint hier wie ein Netz feinster Fäserchen, in denen sich knötchenförmige Anschwellungen, die regelmässig durchbohrt sind, befinden, — die Poren für die Riechzellen. Durch Färbung mit Fuchsin überzeugt man sich leicht von dem Vorhandensein einer dünnen, membranförmigen Ausfüllungsmasse der Netzmaschen, ebenso wie von dem Offensein der feinen Poren. Nur selten fehlt die Ausfüllungsmasse einer Masche — das sind dann Stellen, an denen der Ausführungsgang einer Schleimdrüse die Haut durchbricht; diese Löcher sind meist mehr rund, als die ausgefüllten Räume. Einwirkung stärkerer Lösungen von 0,5—0,25% zwei bis zehn Stunden lang mit nachfolgender mehrtägiger Maceration in Wasser erhalten die Riechzellen in situ, während die Epithelialzellen auch bei dieser Behandlung leicht abfallen. Hier erhält man daher oft Präparate wie Fig. 6 und 7, wo die Riechzellen, wie Zähne eines Kammes, an den Leisten der Limitans hangen, während die Epithelialzellen entweder ganz fehlen (Fig. 7) oder wenigstens durch deutliche Lücken sich als mit der Grenzhaut nicht zusammenhangend erweisen.

Man wird meine vorläufige Mittheilung (a. a. O.) über diese Grenzmembran vielleicht mit Misstrauen aufgenommen haben und die eben gegebene Darstellung möglicherweise auch, — man könnte vielleicht vermuthen, dass ich durch eine Schicht Schleimes, der sich auf der Oberfläche und zwischen den freien Enden der Epithelialzellen abgelagert habe und, in entsprechender Form geronnen, die Membran vorspiegele, getäuscht worden sei. Dies Misstrauen aber hatte ich im höchsten Grade selbst und bin erst nach und nach zu der festen Ueberzeugung gekommen, dass ich es mit einer wirklichen präformirten Membran zu thun hatte. Ich führe zum Beweise an, dass diese Membran bei derselben Thierspecies stets und an allen Stellen genau dieselbe Dicke, genau dasselbe überall homogene Ansehen hat, dass sich nie ein Schleimkörperchen darin findet, dass nie jene unbestimmt faserige Textur, wie sonst an geronnenem Schleim, zu sehen ist und endlich, dass sie sich oftmals

unter deutlichen, characteristischen Schleimgerinnungen findet. Namentlich beweisend sind mir da Präparate wie Fig. 4 eines darstellt, wo über der Membran — im dargestellten Schrägschnitt neben ihr, — eine unleugbare Schleimschicht s mit Blut- und Schleimkörpern liegt, so dass der Unterschied zwischen beiden klar vortritt. Zudem waren es immer grade die besterhaltenen Präparate, die, an denen sich die Zellen in ihren Eigenthümlichkeiten am schönsten erhalten hatten, in denen auch die beschriebenen Verhältnisse am besten zu erkennen waren. Endlich dürfte die constante Verschiedenheit der Beziehungen der Epithelial- und Riechzellen zu dieser Membran anzuführen sein.

In der Vollständigkeit, wie die Osmiumsäurebehandlung liefert keine der sonst von mir benutzten Methoden Präparate der Limitans. Riechschleimhaut, die in 0,005 proc. Chromsäurelösung mehrere — bis 14 — Tage behandelt war, lässt die Membran nur als einen über die Epithelzellen hinziehenden feinen Saum, über welchen die gequollenen Enden der Riechzellen vorragen, erkennen, ohne dass grössere Stücke zu isoliren wären; doch documentirt sich jener Saum auch hier als ein die Zellen bedeckendes Stratum und nicht etwa nur als Zellgrenze dadurch, dass nicht selten Stücke desselben seitlich über die durch Zerzupfung entstandenen Epithelfragmente hervorstehen, in denen auch noch die peripherischen Fortsätze der Riechzellen sitzen. Vergegenwärtigt man sich die verunstaltende Wirkung der Chromsäure auf die Epithelialzellen — alle dünnen Stellen derselben werden von ihr aufgelöst, so dass Nichts von den blattförmigen, zwischen die Riechzellen eindringenden Fortsätzen etc. zu sehen ist, — so begreift man, dass diesen Bildern denen aus Osmiumsäurepräparaten gegenüber wenig oder keine Bedeutung zukommt. — Die stückweise Isolation der Membran gelingt ferner noch durch Kalilauge von 35%; man erhält Fetzen von feingranulirter Beschaffenheit, in denen als hellglänzende Punkte, in polygonale Felder begrenzenden Linien angeordnet, ebenfalls die letzten Enden der Riechzellen hangen.

Während alle von mir untersuchten Säugethierriechschleimhäute gleichmässig die beschriebenen Eigenthümlichkeiten zeigen, ist mir die Darstellung von so überzeugenden Präparaten der Membran beim Frosch und Salamander nicht gelungen, wiewohl ich auch hier glaube, eine Grenzhaut annehmen zu dürfen. Die peripherischen Fortsätze der Riechzellen dieser Thiere tragen bekanntlich Riechhaare, ein Büschel langer Wimperhaare, die auf einer knopfförmigen

Anschwellung aufsitzen. Diese Anschwellungen befinden sich sämmtlich oberhalb eines im Profil hellglänzenden Striches, welcher über den Enden der Epithelzellen verläuft und sich von denselben oft auf einer Strecke von 2—5 Zellen loslöst. Ich halte denselben für den optischen Durchschnitt der limitans, oder wenigstens eines der beschriebenen Haut der Säugethiere äquivalenten Gebildes.

Liessen die Formdifferenzen der Zellen die Beibehaltung zweier verschiedener Zellenarten als absolut nothwendig erscheinen, so zwingt uns die freie Endigung der Riechzellen und die Bedeckung der Epithelialzellen, der ersteren eine entschieden nähere Beziehung zu der die Nase passirenden Luft zuzuschreiben, als den letzteren, und gibt uns, zusammen mit der durch Max Schultze nachgewiesenen äusseren Uebereinstimmung der Fortsätze dieser Zellen mit Axencylindern, das Recht, sie als die geruchpercipirenden Elemente zu betrachten, wenngleich ihr Zusammenhang mit den Olfactoriusfasern noch nicht als sichergestellt zu betrachten ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Fig. 1. Riechschleimhaut der Katze. Osmiumsäure von 0,3% Wassermaceration. Die birnförmigen Körper und runden Kerne der Riechzellen deutlich gegen die Epithelialzellen hervortretend.

Fig. 2. Riechschleimhaut vom Schaf. Osm. 0,5% Wasser; die Epithelialzellen mit blattförmigen, nischenbildenden Fortsätzen für die Riechzellen; letztere in der Limitans steckend.

Fig. 3. Epithelial- und Riechzellen von Salamandra maculosa; Osm. 0,1%. Die Nischen der Epithelialzelle ausserordentlich deutlich; an der isolirten Riechzelle langer centraler Fortsatz.

Fig. 4. Riechepithel vom Hund; Osm. 1%. Schrägschnitt. ez^1 untere cylindrische Theile der Epithelialzellen; ez^2 mittlere, um die Riechzellenkörper rz^1 Scheiden bildende Theile derselben; ez^3 obere cylindrische Theile der Epithelialzellen, zwischen ihnen die Querschnitte der peripherischen Riechzellenfortsätze rz^2; lo Membr. limit. olf.; s über derselben gelegener Schleim mit Blut- und Schleimkörpern.

Fig. 5. Isolirtes Stück der Limitans, Osm. 0,1%, vom Schaf. Die Poren der Riechzellen in den Leisten sehr deutlich.

Fig. 6. Profilansicht eines Stückes der Limitans vom Hund; Osm. 0,5%, an den Leisten derselben die Riechzellfortsätze rz; dazwischen die oberen Theile der Epithelialzellen.

Fig. 7. Ebensolches Präparat; die Epithelialzellen bis auf eine eben noch anhangende ganz herausgefallen.

Die Nerven des Nahrungsschlauches.

Eine histologische Studie

von

K. Goniaew.

(Mitgetheilt von Professor Arnstein in Kasan.)

(Hierzu Tafel XXVII u. XXVIII.)

Seitdem Remak, Meissner und Auerbach den ganglionervösen Apparat des Nahrungsschlauches aufdeckten, ist dieser Gegenstand von Manz, Kollmann, Kölliker, Frey, Billroth und neuerdings von Gerlach und E. Klein geprüft worden. Eine wesentliche Erweiterung der Entdeckungen von Meissner und Auerbach ist jedoch nicht zu notiren und selbst der neueste Beobachter Gerlach konnte nur das präcisiren, was Auerbach 1862 beschrieben hat. — Durch eingehendes Studium haben wir uns überzeugt, dass die topographischen Verhältnisse durch die Entdecker so genau und naturgetreu geschildert worden sind, dass unsere verbesserten Methoden daran so gut als nichts ändern können. — Was die Structur der Ganglien anlangt, so wiederholen sich hier dieselben Streitfragen, die an den Ganglien aller Orts der Lösung harren. Für unsere Untersuchung stellten wir hauptsächlich zwei physiologisch wichtige Fragen in den Vordergrund:

1) Wie verhalten sich die in der Magendarmwand gelegenen Ganglien zu einander und zu den Mesenterialnerven, resp. Cerebrospinalnerven?

2) Wie verhalten sich die Nervenendigungen der Speiseröhre, des Magens und des Darmes?

Trotz jahrelangen Studiums ist es nur Stückwerk, was wir dem

Leser bieten, immerhin werden die Fachgenossen noch manches Neue in unseren Mittheilungen finden.

A. Die Ganglien des Darmrohres.

Um die Topographie des ganglionervösen Apparats zu studiren verfuhren wir folgendermassen. Ein Stück der Magen- oder Darmwand eines eben getödteten Thieres wurde mit Nadeln an eine Wachstafel befestigt und die Schleimhaut mit dem submucösen Gewebe von der circulären Muskelschicht mittelst scharfer Scheere getrennt; darauf wurde die Serosa in Verbindung mit der Längsmuscularis von der Circulärschicht abpräparirt. Bei diesem Verfahren bleibt das submucöse (Meissner'sche) Geflecht in Verbindung mit der Schleimhaut, während das musculäre Geflecht (Auerbach) an der Innenfläche der Längsmuscularis haften bleibt; gleichzeitig bleibt das subseröse Uebergangsgeflecht zwischen Serosa und Längsmuscularis unversehrt. Das Schleimhautepithel wird mit einem Pinsel vorsichtig entfernt. Die getrennten Häute werden eine halbe Stunde lang der Einwirkung einer $^1/_4$procentigen Chlorgoldlösung ausgesetzt und darauf in angesäuertes Wasser gelegt, wo sie mit Nadeln befestigt, so lange liegen bleiben bis sie sich intensiv violett färben. Nach vollständig eingetretener Reduction des Chlorgoldes werden die Häute in Alkohol entwässert, in Creosot aufgehellt und in Damarlack eingeschlossen. Gewöhnlich schickten wir diesem Verfahren eine Injection der Blutgefässe mit blauer Leimmasse voraus. Bei langsamer, im Laufe von mehreren Wochen fortschreitender Reduction des Chlorgolds halten sich die schliesslich in Damarlack eingeschlossenen Präparate jahrelang. — Die so hergestellten Präparate sind so durchsichtig, dass sie mit Tauchlinsen durchforscht werden können; gleichzeitig tritt das ganglionervöse Geflecht Auerbach's so scharf hervor, dass die Maschen erster Ordnung mit blossem Auge zu sehen sind.

Der Auerbach'sche Plexus umgibt den Magen und den Darm als zusammenhängendes Geflecht und liegt zwischen der äusseren Längsmuskelschicht und Ringmuskelschicht. Für den Magen ist übrigens dieser Satz nur in so weit richtig, als zwischen Peritoneum und Plexus myentericus immer eine Muskelschicht nachzuweisen ist. Die Dicke dieser Muskelschicht und die Richtung

ihrer Fasern ist verschieden, entsprechend den in verschiedener Richtung verlaufenden Muskelzügen der Magenwand. — Der Plexus myentericus besteht aus länglichen 5—6eckigen, selten 3—4eckigen Maschen von verschiedener Grösse. Beim Kaninchen schwankt die Länge der Maschen zwischen 2,428 und 0,286 Mm.; die Breite zwischen 0,714 und 0,086 Mm. Der längere Durchmesser der Maschen ist der Längsaxe des Darmes parallel. Die Stränge dieses Geflechtes bestehen aus den feinsten nackten Axencylindern oder richtiger Nervenfäden. Myelinhaltige Nervenfasern kommen im Geflechte nie vor. In den Queranastomosen und den Kreuzungspunkten dieser Stränge liegen gehäuft die Nervenzellen als charakteristisch geformte Ganglien. Letztere sind flach, sternförmig mehr oder weniger in die Länge gezogen, 3—4—5strahlig; die Ränder zwischen den Strahlen sind concav und nur ausnahmsweise convex, etwas häufiger fanden wir letzteres Verhalten im Magengeflechte, wo auch die Ganglien durchschnittlich etwas grösser sind. — In den grösseren Ganglien liegen die Nervenzellen sehr gedrängt, in den kleineren aus 5—6 Zellen bestehenden Ganglien rücken die Nervenzellen häufig auseinander; ausserdem findet man vereinzelte Zellen in der Continuität der Stränge. Aus diesen Strängen und Ganglien entspringen feine aus 3—10 und mehr Nervenfäden bestehende Bündel, die unter einander anastomosiren, so dass ein secundäres (intermediäres) Geflecht entsteht, das in den Interstitien des (primären) Hauptgeflechtes ausgespannt ist und sich von diesem durch dünnere Stränge, engere Maschen und Abwesenheit von Nervenzellen unterscheidet. Aus diesem Geflechte entspringen die zu den Muskeln sich begebenden Nervenfäden.

Die Mesenterialnerven durchsetzen den Peritonealüberzug der Magendarmwand und bilden das von Auerbach beschriebene Uebergangsgeflecht, das in dem straffen Bindegewebe zwischen Serosa und Längsmuscularis liegt und keine Nervenzellen enthält, wohl aber eine Anzahl myelinhaltiger Nervenfasern; der weitaus grösste Theil der Nervenfasern besitzt auch hier keine Myelinscheide. Dieses subseröse Geflecht ist nur in der Nähe der Anhaftungsstelle des Mesenteriums an die Magendarmwand vorhanden, an der entgegengesetzten Peripherie fehlt es, weil die Stränge dieses Geflechtes, die Längsmuscularis durchbohrend, in den Plexus myentericus eintreten. Am leichtesten überzeugt man sich von diesem Verhältniss, wenn man Schrägschnitte anfertigt, in denen beide Geflechte ent-

halten sind. Die Stränge des subserösen Geflechtes sind weniger zahlreich und dünner, als die des Plexus myentericus, ein Verhalten, das bereits Auerbach urgirte und als Beweis für die Entstehung neuer Nervenfasern innerhalb des von ihm entdeckten Plexus verwerthete. Wir kommen darauf noch zurück.

Der Meissner'sche Plexus submucosus unterscheidet sich vom Plexus myentericus durch die Dicke der Stränge und die Form der Ganglien. Die Stränge sind viel dünner und die durch sie gebildeten Maschen im Ganzen grösser und viel unregelmässiger als im Auerbach'schen Geflechte. Die Ganglien gestalten sich zu 3—4eckigen Gebilden mit convexen Rändern, sie sind nicht flach, sondern besitzen eine gewisse Dicke, die Nervenzellen eines Ganglions liegen nicht alle in einem Niveau, sondern zum Theil gehäuft über einander. Die Ganglien sind viel breiter und dicker, als die von ihnen abgehenden Stränge, während die Stränge des Plexus myentericus an den Stellen, wo Ganglien eingelagert sind, keine oder doch nur unbedeutende Verdickungen zeigen. — Aus dem Meissner'schen Geflechte entspringen Nervenbündel, die in der Schleimhaut ein weitmaschiges Uebergangsgeflecht bilden und die Muscularis mucosae zum Theil gemeinschaftlich mit den Gefässen durchbohren. In den oberflächlichen Schleimhautschichten lösen sich die Bündel in einzelne Nervenfasern auf, die zum Theil die Capillaren begleiten, zum Theil die Drüsen und das Oberflächenepithel aufsuchen.

Wir versuchten die Beziehungen der beiden Geflechte zu einander aufzudecken. An Verticalschnitten kömmt man zu keinem Resultat, man sieht allenfalls Nervenbündel, die das Muskelstratum durchsetzen; ob das Anastomosen zwischen beiden Geflechten sind oder Bündel, die von den Mesenterialnerven stammen, ist nicht auszumachen, da auf Verticalschnitten die Ganglien sich nur ausnahmsweise dem Beobachter präsentiren. Viel instructiver sind in dieser Beziehung Flächenbilder. Es gelingt nämlich an dem dünnen, durchsichtigen Darme des Kaninchens Chlorgoldpräparate zu erhalten, in denen beide Nervengeflechte scharf hervortreten. — Vor der Bearbeitung mit Chlorgold müssen die oberflächlichen Schleimhautschichten mittels scharfer Scheere entfernt werden, so dass das

submucöse Gewebe mit dem Meissner'schen Geflechte an der Ringmuskelschicht haften bleibt. Bei gelungener Färbung ist die Ringmuskelschicht so durchsichtig, dass der Plexus myentericus vollkommen scharf hervortritt und gewöhnlich etwas stärker tingirt erscheint, als der dem Beobachter zugekehrte Plexus submucosus. Verfolgt man nun die Stränge beider Geflechte, so sieht man häufig die dem submucösen Geflechte angehörigen Stränge über die des Plexus myentericus hinwegziehen; die sich kreuzenden Stränge anastomosiren nicht mit einander, man kann sich davon durch Verschiebung des Tubus auf's entschiedenste überzeugen. Bei weiterem Studium des Präparats stösst man auf Stränge, von denen man anfangs nicht weiss, ob sie dem einen oder dem anderen Geflechte angehören; verfolgt man sie weiter bis zu ihren Ansätzen, die nicht in einem Niveau liegen, so stösst man einerseits auf ein Ganglion des Meissner'schen Geflechtes, andrerseits auf ein dem Auerbach'schen Geflechte angehöriges Ganglion. Die grundverschiedenen Formen der Ganglien beider Geflechte und ihre verschiedene Lagerung machen eine sichere differentielle Diagnose möglich. Wir haben es also zu thun mit directen Anastomosen von Ganglion zu Ganglion. Viel schwieriger wird die Entscheidung, wenn diese anastomotischen Stränge nicht direct von Ganglion zu Ganglion ziehen, sondern ein Ganglion des einen Geflechtes mit einem primären oder secundären Strange des anderen Geflechtes, oder zwei verschiedenen Geflechten angehörige Stränge verbinden. Immerhin kann man sich auch von der Existenz solcher indirecter Anastomosen überzeugen, wenn man die Ringmuskelschicht als Grenzmarke zwischen beiden Geflechten festhält und die schräg verlaufenden anastomotischen Stränge bis an ihre Endpunkte verfolgt. Die Dicke der Stränge, die Grösse und Form der Maschen und der zugehörigen Ganglien geben schliesslich den Ausschlag. Die meisten anastomotischen Stränge durchsetzen die Ringmuskelschicht in sehr schräger Richtung. Zwischen dem Meissner'schen und dem Auerbach'schen Plexus findet also ein Faseraustausch statt. Genauere Angaben über den weiteren Verlauf der anastomotischen Fasern zu machen, sind wir ausser Stande. Wenn auch der Ausspruch Auerbach's richtig ist, »dass die Ganglien grösstentheils Hemiganglien im Sinne Remak's sind, insofern ein Theil der eintretenden Fasern das Ganglion nur durchsetzt«, so fehlt uns immerhin jedes Criterium, um die in einem Strange verlaufenden Fasern

auf ihren Ursprung zurückzuführen. Sie können ebenso gut aus dem nächsten Ganglion desselben Geflechtes als aus einem entfernteren Ganglion des anderen Geflechtes oder gar aus den Mesenterialnerven stammen. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse lassen auch die Auffassung zu, dass die beiden in der Magendarmwand gelegenen Geflechte ein physiologisches Ganze bilden, dessen Theile nur räumlich auseinander gehalten werden und durch Anastomosen zusammenhängen. In Bezug auf die feinere Structur verhalten sich beide Geflechte ganz gleich und was den Unterschied in der äusseren Form der Ganglien anlangt, so ist wohl die flache Form der Auerbach'schen Ganglien abhängig von der spärlichen Schicht straffen Bindegewebes, das zwischen den beiden Muskelschichten ausgespannt ist.

Die Structur der Ganglien und Stränge studirten wir theils an Chlorgoldpräparaten, die in Glycerin eingeschlossen waren; die Entwässerung in Alkohol muss vermieden werden, da sowohl Nervenzellen, wie Nervenfasern sehr stark verändert werden und im Damarlack die Details vollends schwinden. Die besten Resultate erzielten wir mit sehr schwachen Lösungen von Essigsäure und Chromsäure. Die Gefässe des Magens und des Darmes wurden vorläufig mit Berlinerblaulösung ausgespritzt; kleine Stücke der Magen- oder Darmwand wurden auf 20—24 Stunden in eine $1/2\%$ Essigsäurelösung gethan und darauf auf kurze Zeit (4—5 Stunden) der Einwirkung einer $1/100\%$ Chromsäurelösung ausgesetzt. Die gequollenen Häute wurden derart gespalten, dass die beiden Geflechte gesondert untersucht werden konnten; das seröse Blatt bleibt mit der Längsmuskelschicht in Verbindung. Die Häute werden vorsichtig in der Chromsäurelösung oder in Glycerin ausgebreitet und sofort untersucht.

Die so hergestellten Präparate sind fast glasartig durchscheinend, die Nervenzellen sind leicht körnig mit einem Stich ins Gelbliche; ihre Fortsätze sind sehr scharf contourirt und können auf lange Strecken verfolgt werden, die feinsten Nervenfäden treten so scharf hervor, dass sie bis an die Muskelspindeln zu verfolgen sind. Eingeschlossen wurden diese Präparate in Glycerin, sie hielten sich darin fast ein Jahr unverändert, dann schwanden aber allmählich die scharfen Umrisse und die feinen Nervenfäden. Die Injection der Blutgefässe erleichtert ungemein die Untersuchung. Die Ganglien des Plexus myentericus besitzen ein besonderes Capillarnetz, das

sich von dem das Muskelstratum versorgenden durch die Grösse und Form der Maschen scharf unterscheidet. Die Maschen des letzteren sind schmal und lang (Fig. 1a), während das die Ganglien durchsetzende Capillarnetz kleine rundliche Maschen besitzt; daher fallen die Ganglien in dem sehr durchsichtigen Präparate schon bei geringer Vergrösserung auf. Man sieht ausserdem mit Syst. 4 Hartnack sehr fein gestreifte Stränge zu den Ganglien ziehen, in denen die Nervenzellen als ovale oder sternförmige Körper hervortreten. Bei einer Vergrösserung von 400—800 lassen sich die Stränge des Geflechtes in einzelne Nervenfäden auflösen, die weder Kerne, noch Myelinscheide besitzen; die im Präparate hervortretenden Kerne gehören der in Essigsäure gequollenen Bindegewebsscheide, Fig. 3. Von diesen flachen Nervenbündeln gehen Zweigbündel zu den nächstgelegenen Strängen ab. Netzförmig angeordnete Nervenfäden kommen jedoch weder in den Ganglien noch in den Strängen vor; die Nervenfäden bilden hier keinen »Nervenfilz«, sondern laufen alle in einer Richtung. Nur an den Kreuzungsstellen der Stränge, wo Nervenzellen eingelagert sind, verlaufen die Nervenfäden in verschiedener Richtung, um in die betreffenden Stränge auszustrahlen, ein Netz kommt jedoch auch hier nicht zu Stande. — Damit stimmt auch das Verhalten der Nervenfäden zu den Fortsätzen der Nervenzellen. Letztere präsentiren sich in unseren Präparaten als länglichovale oder sternförmige etwas körnige Gebilde mit grossem, bläschenförmigem Kerne und Kernkörperchen. Diese Nervenzellen sind 0,03—0,074 Mm. lang und 0,017—0,026 Mm. breit. An den sternförmigen Zellen sieht man schon bei oberflächlicher Betrachtung mehrere Fortsätze; an den länglich-ovalen im Verlaufe der Stränge eingeschalteten Gebilden erscheinen gewöhnlich anfangs nur zwei an den Polen in entgegengesetzter Richtung abgehende Fortsätze; sieht man genauer hin, so entdeckt man gewöhnlich noch andere Fortsätze, die von den Seiten und Flächen des Zellkörpers abgehen. Sind die Fortsätze für die Beobachtung günstig gelagert, so kann man sie an unseren Präparaten auf sehr weite Strecken verfolgen, weil sie eben sehr scharf contourirt sind, Fig. 3. Sie schlagen immer die Richtung der nächstgelegenen Nervenfäden ein, anfangs sind sie bedeutend dicker als letztere, in dem Maasse, als sie sich vom Zellkörper entfernen, werden sie dünner und theilen sich, d. h. spalten sich unter spitzem Winkel in zwei gesondert verlaufende dünnere Fäden, die häufig noch eine Strecke weiter verfolgt werden

können; sie verschwinden schliesslich zwischen den benachbarten Nervenfäden, denen sie hier an Dicke und Lichtbrechungsvermögen vollkommen entsprechen. Weitere Theilungen haben wir innerhalb der Stränge nicht gesehen, wollen jedoch ihr Vorkommen nicht in Abrede stellen. Ausser den beschriebenen multipolaren Ganglienzellen stösst man in seltenen Fällen auf Zellen, die entschieden unipolar sind. Das lässt sich am leichtesten nachweisen an den Zellen, die nicht im Ganglion selbst, sondern in dessen Nähe liegen. Der Fortsatz solch einer Zelle begibt sich gewöhnlich zum nächsten Ganglion, zwischen dessen Fasern er sich verliert. — Fig. 4 ist einem Chlorgoldglycerinpräparate entnommen; die Färbung war in diesem Falle vollkommen gelungen, es hatten sich nur die nervösen Elemente gefärbt, während das Bindegewebe farblos und transparent erschien. Der dicke und breite Fortsatz der rundlichen Zelle zeigte eine deutlich fibrilläre Structur; die einzelnen dunkelgefärbten Fibrillen traten äusserst scharf hervor und konnten eine Strecke weit noch im Ganglion verfolgt werden. Dieser Fall illustrirt sehr gut die von Max Schultze begründete Lehre von der fibrillären Structur der Nervenzellenfortsätze.

Unsere Beobachtungen lehren somit, dass die Nervenfäden des Magendarmgeflechtes aus den Ganglienzellen auf zweierlei Art entspringen: 1) indem die Zellenfortsätze in verschiedener Richtung ausstrahlend, durch Theilung und Verfeinerung zu Nervenfäden werden, und 2) indem die in einem Zellenfortsatze einer unipolaren Zelle enthaltenen Fibrillen ins Ganglion eintreten und in einer Richtung weiter gehen. Ob diese verschiedene Ursprungsweise eine verschiedene physiologische Dignität involvirt, ist uns zweifelhaft. Andeutungsweise sei jedoch erwähnt, dass der auf Fig. 3 versinnlichte Zusammenhang von Nerv und Zelle die Auffassung zulässt, dass diese Gebilde nur den Zusammenhang zwischen Centrum und Peripherie vermitteln, während der zweite viel seltenere Ursprungsmodus (Fig. 4) der betreffenden Nervenzelle die Dignität eines nervösen Centrums zuweist. Die beigebrachten Data standen schon fest und waren auf der Naturforscherversammlung in Kasan im August 1873 bereits mitgetheilt, als uns die Abhandlung von Gerlach [1]) zukam, in der das Verhalten der Nervenzellen zu den Ner-

1) Ueber den Auerbach'schen Plexus myentericus. Leipziger physiologische Arbeiten VII. 1873.

venfasern im Plexus myentericus und in dem nervösen Centralorgan parallelisirt wird. Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, können wir dieser Auffassung nicht beipflichten. Der feine Nervenfilz, der für die graue Substanz der Centralorgane so charakteristisch ist, und sowohl an Schnitt- als Zupfpräparaten hervortritt, existirt weder in den Ganglien, noch in den Strängen des Darmgeflechtes; ein feines Netz von Nervenfäden ist hier nie zu sehen, und was die Macerations- und Zupfpräparate anlangt, aus denen Gerlach seine Beweise entnimmt (Gerlach Fig. 1), so wird eben beim Maceriren und Zupfen so manches Zusammengehörige getrennt und verschoben. Für die aus zarten Nervenfibrillen bestehenden Zellenfortsätze ist die Zupfmethode eine sehr precäre.

B. Die Nervenendigungen in der Speiseröhre und im Magen.

Unsere anfängliche Absicht eine Schilderung der Nervenendigungen im ganzen Nahrungsschlauche zu liefern, mussten wir vorläufig aufgeben, wollten wir die Publication derjenigen Facta, die sich auf Speiseröhre und Magen beziehen nicht noch länger hintenanhalten. Vielleicht ist es uns vergönnt später ein Mal auf die Nervenendigungen im Darme speciell zurückzukommen.

I. Die Nervenendigungen in der Speiseröhre des Frosches.

Die Untersuchungen des Herrn Goniaew erstreckten sich auf verschiedene Säugethiere und auf den Frosch; als abgeschlossen sind nur die Untersuchungen am Frosche zu betrachten, auf diesen speciell bezieht sich die nachfolgende Schilderung. — In den tiefen Schichten des Froschoesophagus liegen Nervenstämmchen, die zum Theil aus blassen, zum Theil aus myelinhaltigen Nervenfasern bestehen. Im Verlaufe dieser Stämmchen sind Nervenzellen eingeschaltet, die mit den bekannten Beale-Arnold'schen kernhaltigen Spiralfasern, sowie mit myelinhaltigen Fasern zusammenhängen. Aus diesen Nervenstämmchen entspringen Bündel von Nervenfasern, die theils selbstständig, theils mit den Gefässen zur Schleimhautoberfläche ziehen. Auf diesem Wege verlieren die Nervenfasern ihre Myelinscheide, theilen sich vielfach und anastomosiren unter einander, so dass in den oberflächlichen Schleimhautschichten ein zartes Netz feiner kernhaltiger Fasern entsteht, das an gelungenen

Chlorgoldpräparaten ein sehr zierliches Bild liefert. An Verticalschnitten sieht man aus diesem oberflächlichen Netze feine Nervenfäden gegen das Epithel ausstrahlen, Fig. 5. Man überzeugt sich unschwer, dass diese Fäden in das Epithelialstratum eindringen; viel schwieriger ist es, darüber ins Klare zu kommen, wie sie sich zu den Epithelzellen verhalten. Endigen sie frei zwischen den letzteren, oder hängen sie mit ihnen zusammen? Ist der Schnitt sehr fein und die Epithelialschicht nicht zu stark gefärbt, so sieht man zwischen den violetten oder rosenrothen Epithelien schwärzliche Fäden, die sich manchmal von den Contouren der anliegenden Epithelien scharf abheben; ein paar Mal sehen wir Theilungen solcher Fäden innerhalb der Epithelialschicht, Fig. 7 a. Zerzupft man solch ein Präparat, so isoliren sich schwärzliche kurze Fäden; von einem Zusammenhange zwischen diesen Fäden und den Epithelien sieht man auch an Isolationspräparaten nichts.

Ausser dem beschriebenen Netze von Nervenfasern, die schliesslich ins Oberflächenepithel ausstrahlen, gehen gesonderte myelinhaltige Nervenfasern zu den Drüsen des Froschoesophagus. Diese Fasern theilen sich gewöhnlich erst in der Nähe der Drüsen, verlieren gleichzeitig ihre Myelinscheide und bilden ein zartes Netz kernhaltiger Nervenfasern, die die einzelnen Drüsen umspinnen und zwischen den Drüsenbläschen eindringt. Wir haben jedoch nie gesehen, dass eins von den feinen Nervenfäserchen die Membrana propria eines Drüsenbläschens durchbohrte, wohl aber anastomosiren die dem Drüsenbläschen anliegenden Fäden unter einander, so dass ein weitmaschiges Terminalnetz zu Stande kommt. Ein Theil der in die Drüsen sich einsenkenden Nerven ist für die Blutgefässe der Drüsen bestimmt; davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man auf einem Schnittpräparate die Verzweigungen einer kleinen Drüsenarterie verfolgt. Man sieht eine oder zwei Nervenfasern das Gefäss begleiten und sich theilen, entsprechend den Verzweigungen des Gefässes; häufig gelingt es, die Nerven bis an die Capillaren zu verfolgen.

Der Froschoesophagus ist ein sehr günstiges Object für das Studium der Gefässnerven. In den kleineren Arterien unterscheiden wir ein doppeltes, die Gefässwand durchsetzendes Geflecht: 1) ein oberflächliches in der Adventitia [1]) gelegenes und 2) ein tiefes auf

---

1) Von His zuerst beschrieben. Virch. Arch. Bd. 28. p. 427.

und zwischen den Muskelspindeln [1]) gelegenes Netz. Beide Netze anastomosiren mit einander und bestehen aus kernhaltigen blassen Fasern. Das oberflächliche adventitiale Netz ist weitmaschiger, als das tiefgelegene musculäre. Lässt man Chlorgoldpräparate längere Zeit in angesäuertem Wasser, so quillt die Adventitia auf; dadurch hebt sich das adventitiale Netz von dem musculären ab, so dass die Anastomosen zwischen beiden Netzen sehr schön hervortreten. Die anastomotischen Zweige gehen Theilungen ein und verfeinern sich in dem Maasse, als sie in die Muscularis eintreten; dadurch entsteht zwischen den Muskelspindeln ein engmaschiges Netz, das die ganze Peripherie des Gefässes umgibt. An gelungenen Präparaten sieht man keine freien Endigungen, auch hier haben wir es mit einem Terminalnetze zu thun. In den kleinen Venen ist das Nervenendnetz ein weitmaschiges, in der dünnen Venenwand kann man kein Doppelnetz wie in den entsprechenden Arterien unterscheiden, da die Muscularis hier sehr schwach ausgebildet ist.

In den oberflächlichen Schichten der Schleimhaut des Froschösophagus ist ein dichtes Capillarnetz ausgebreitet, das man am besten zu Gesicht bekommt, wenn man ein mit Chlorgold behandeltes Stück Schleimhaut in Glycerin vorsichtig ausbreitet, nachdem man das Epithel entfernt hat. An solchen Präparaten sieht man dünne Bündel kernhaltiger Nervenfasern die Gefässe begleiten; dann sieht man die einzelnen Nervenfäden verschiedene Richtungen einschlagen, sich theilen und die zahlreichen Capillaren begleiten. Verfolgt man die einzelnen Fäden weiter, so sieht man sie häufig dem zugehörigen Capillargefässe unmittelbar anliegen oder aufliegen, dann sich von ihm trennen und mit benachbarten Nervenfäden anastomosiren. Diese Fäden besitzen zahlreiche Verdickungen, besonders an den Knotenpunkten; letztere liegen häufig der Capillarwand unmittelbar auf, und versagt hier zufällig das Chlorgold, so hat es den Anschein, als ob eine »knopfförmige Nervenendigung« der Capillarwand aufliegt. Solche Bilder hat unseres Wissens zuerst Kessel [2]) im Trommelfell beschrieben. An vollkommen gelungenen Präparaten sieht man weder zwischen, noch an den Capillaren freie, knopfförmige Nervenendigungen; es ist vielmehr ein Endnetz von

1) Von Julius Arnold zuerst beschrieben. Stricker's Handb. p. 137.
2) Stricker's Handbuch p. 851.

Nervenfasern, das zwischen und an den Gefässschlingen ausgespannt ist. Die Maschen des Endnetzes sind etwas grösser, als die des Gefässnetzes; immerhin werden die meisten Capillarschlingen wenigstens eine Strecke weit von einem Nervenfaden begleitet.

II. Die Nervenendigungen im Magen des Frosches.

Die Nerven des Froschmagens begeben sich 1) zu den Gefässen, 2) zum Epithel, 3) zu den Muskeln. In der eigentlichen Schleimhaut besitzen die Nerven keine Myelinscheide; es sind nackte kernhaltige Fäden, die zu Bündeln vereint die Muscularis mucosae durchbohren. Ein Theil von ihnen begleitet auf diesem Wege die Gefässe, ein anderer verläuft selbstständig, Fig. 8. In der Schleimhaut zerfallen die Bündel in einzelne Fasern, die Theilungen eingehen und sich zu den Capillaren, zu dem Oberflächenepithel und zu den Drüsen begeben.

Was die Gefässnerven anlangt, so haben wir die darauf bezüglichen Details bei der Beschreibung der Oesophagusnerven erwähnt und wollen hier nur einige Punkte hervorheben, die mehr topographisches Interesse haben, die aber insofern wichtig sind, als sie uns ein Mittel an die Hand geben, die Gefässnerven schon durch ihre Verlaufsweise von den übrigen Nerven zu unterscheiden. — Fertigt man sehr feine Verticalschnitte von einem mit Chlorgold behandelten Froschmagen an, so sieht man schon bei schwacher Vergrösserung sehr feine zur Schleimhautoberfläche und zu einander parallele schwärzliche Fäden, die von Strecke zu Strecke durch Queranastomosen unter einander zusammenhängen; diese Queranastomosen liegen gewöhnlich dort, wo eine Capillarschlinge bogenförmig verläuft, dadurch wird letztere von den Nervenfäden umsponnen, Fig. 11. Niemals gehen von diesen Fäden Zweige zur Oberfläche, d. h. zum Epithel; wir haben es hier offenbar mit Gefässnerven zu thun. Sucht man nach der Ursprungsstätte dieser Fäden, so findet man sie in den die Arterien begleitenden und die Muscularis mucosae durchbohrenden Nervenbündeln, von denen sich einzelne Fasern bogenförmig abzweigen und somit aus der verticalen in die horizontale Richtung übergehen, da aber diese Aenderung in der Verlaufsrichtung der einzelnen Fasern in verschiedenen Tiefen vor sich geht, so verlaufen auch nach geschehener Biegung

die einzelnen Fasern in verschiedenen Tiefen. Der oberflächlichste Faden liegt fast dicht unter der Schleimhautoberfläche, der tiefste in der Nähe der Muscularis mucosae. An dem unteren Faden der Fig. 11 ist die bogenförmige Verlaufsrichtung noch deutlich ausgesprochen. Flächenbilder, resp. Horizontalschnitte sind hier wenig instructiv wegen der zahlreichen Drüsen. Die Beziehungen der Nerven zu den Capillaren sind hier dieselben wie im Oesophagus; in dieser Hinsicht verhalten sich alle Schleimhäute äusserst ähnlich [1]). Abgesehen von den beschriebenen Nerven gibt es in der Schleimhaut des Froschmagens noch ein ganzes System von Fäden, deren Verlaufsweise und Zielpunkte von denen der Gefässnerven ganz verschieden sind. Schon bei geringer Vergrösserung sieht man in tiefen Schleimhautschichten in der Nähe der Muscularis mucosae feine Bündel von Nervenfasern direkt zur Schleimhautoberfläche hinziehen. Letztere theilen sich wiederholt, und mustert man sie genauer bei starker Vergrösserung, so gelingt es häufig, an sehr feinen Verticalschnitten diese Fäden bis an das Oberflächenepithel zu verfolgen, Fig. 10. In seltenen Fällen sieht man sie sogar zwischen den verjüngten Enden der Cylinderzellen. Trütschel [2]) lässt diese Fäden in Endkolben auslaufen. Diese Endkolben existiren als solche nicht; das sind Becherzellen, die, aus Cylinderzellen entstanden, in manchen Präparaten gar nicht vorkommen, an anderen

---

1) Wir haben in letzter Zeit auch andere Schleimhäute und die serösen Häute in Bezug auf die Nervenendigungen einer eingehenden Prüfung unterzogen und sind zur Ueberzeugung gelangt, dass in den bindegewebigen Häuten freie Nervenendigungen nicht existiren; letztere kommen nur in der Epithelialdecke vor, wo diese fehlt, fehlen auch die freien Nervenendigungen. In der bindegewebigen Grundlage der genannten Häute kommen nur Terminalnetze vor, die theils den Capillaren, theils dem Bindegewebe als solchen angehören. Beim Frosche präsentirt sich das dem Bindegewebe angehörige Terminalnetz am schönsten in der dünnen Membran, welche die Bauchhöhle von dem grossen Lymphsack trennt. Dieser Theil des Peritoneums ist nämlich auf grossen Strecken gefässlos und ist somit gleich der Hornhaut ein sehr bequemes Object für das Studium der fraglichen Verhältnisse. Die von Cyon (Leipzig. phys. Arb. 1869) beschriebenen Endschlingen sind nur Bruchstücke des sehr schön entwickelten Terminalnetzes. (Arnstein.)

2) Trütschel, Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1870 und Russische Dissertation.

wieder zahlreich sind und sich in Chlorgold mitunter stark färben. Mit dieser Deutung stimmt auch eine Angabe von Thanhoffer[1]), der die Nerven der Darmzotten in den Cylinderepithelien endigen lässt.

Wir müssen den Zusammenhang zwischen Nerv und Epithelzelle entschieden in Abrede stellen. Wenn wir aber die Continuität verwerfen, so müssen wir der Contiguität das Wort reden. Die Nervenfäden nähern sich den Epithelien bis zur Berührung; ähnlich wie im Froschösophagus endigen auch hier die (sensiblen?) Nerven frei zwischen den Epithelien.

Was die Magendrüsen anlangt, so sieht man häufig Nervenfäden den Drüsen anliegen (Fig. 9 u. 10) und scheinbar die Membrania propria durchbohren, wenigstens ändern diese Fäden häufig ihre Verlaufsrichtung derart, dass sie bei Fixirung der Drüsenoberfläche undeutlich werden, hingegen scharf hervortreten, sobald man den Tubus des Mikroskops senkt. Auch an Drüsen, die vom Schnitte getroffen wurden, sieht man manchmal Fäden zwischen den Drüsenepithelien. Von einem Zusammenhange beider Gebilde konnten wir auch hier nichts sehen, auch sind wir keineswegs sicher, die letzten Nervenendigungen in den Magendrüsen vor Augen gehabt zu haben. Die starke Reduction des Chlorgolds durch die Drüsenzellen, macht gewöhnlich eine kritische Beurtheilung dessen, was man sieht, illusorisch. Vorläufig müssen wir uns bescheiden, die nahen Beziehungen der Nerven zu den Magendrüsen aufgedeckt zu haben; hingegen muss die Frage hinsichtlich der Nervenendigungen als eine offene betrachtet werden.

Die Nervenendigungen in der glatten Musculatur lassen sich zum Theil schon mit der Eingangs erwähnten Essigsäure-Chromsäuremethode sichtbar machen. Verfolgt man die secundären Stränge des Plexus myentericus, so sieht man sie büschel- oder pinselförmig in die Musculatur ausstrahlen; in der nächsten Nähe der letzteren theilen sich die feinen Fäden mehrfach, wodurch ein sehr zierliches Bild entsteht. Man sieht eine Menge feinster, scharf contourirter Fäden sich in das glashelle Muskelstratum einsenken; häufig gelingt es, die Fäden bis an die sehr deutlich hervortretenden Muskelkerne zu verfolgen. Ein so vollständiges intramusculäres Nervennetz, wie

---

1) Ludwig v. Thanhoffer, Pflüger's Archiv Bd. 8. p. 391.

es Arnold mittels des Chlorgolds aufgedeckt hat, bekommt man jedoch nicht zu Gesicht. Versucht man nun dieses Bild an Chlorgoldpräparaten zu vervollständigen, so erhält man allerdings sehr leicht ein zwischen den Muskelspindeln gelegenes Netz schwärzlicher Fäden, hingegen ist der Beweis, dass diese Fäden nervöser Natur sind und nicht etwa gefärbte Kittsubstanz, sehr schwer zu erbringen. Die Formen der Maschen des fraglichen Netzes wechseln nämlich mit der Richtung, in der die Muskelspindeln von dem Schnitte getroffen wurden; die Maschen erscheinen bald regelmässig, 5—6eckig, bald mehr oder weniger verschoben, in die Länge gezogen u. s. f. Die Contouren der Muskelspindel fallen gewöhnlich mit dem Fadennetze zusammen, man kann beides häufig nicht auseinanderhalten. Immerhin ist es uns mehrere Male gelungen, Präparate zu erhalten, in denen sich das Fadennetz von den Contouren der Muskeln so scharf abhob, dass ein Zweifel an der Existenz dieses Netzes nicht aufkommen konnte. Alle Zweifel wären gehoben, wenn man den Zusammenhang dieses Netzes mit unzweifelhaften Nerven demonstriren könnte. Dieser Nachweis ist uns leider nur zum Theil gelungen; wir sahen wohl auch an Chlorgoldpräparaten Nerven ins Muskelstratum eindringen und dort Theilungen eingehen, aber solche zusammenhängende Bilder wie sie Arnold zeichnet, haben wir nicht erhalten und vermuthen, dass der zuverlässige und scharfe Beobachter dem Schema einige Concessionen gemacht hat.

Wie aus dem Texte ersichtlich, haben wir zum Studium der Nervenendigungen ausschliesslich Chlorgoldpräparate benutzt. Wir gebrauchten eine $^1/_4$—$^1/_2$% Lösung und verfuhren theils nach den Vorschriften von Cohnheim, theils nach denen von Henoique (Arch. de physiol. normal et pathologique 1870. III.). Letztere Methode verdient insofern den Vorzug, als die Reduction des Chlorgolds schon nach wenigen Minuten eintritt und man sich sofort vergewissern kann, ob die Färbung gelungen ist, oder nicht. Die Präparate wurden in Glycerin eingeschlossen und viele von ihnen halten sich seit fast zwei Jahren unverändert.

Literatur der Magen-Darmganglien.

1. Remak. Zeitung des Vereins für Heilkunde in Preussen 1840. No. 2 und Müller's Arch. 1858. p. 189.
2. Meissner. Zeitschrift für ration. Medic. VIII. 1857. p. 364.
3. Manz. Nerven und Ganglien des Säugethierdarmes. Freiburg 1858.
4. Billroth. Müller's Arch. 1858. p. 148.
5. Reichert. Arch. v. Reichert u. Du Bois-Reym. 1859. p. 530.
6. Hoyer. Ibidem 1860. p. 543.
7. Schroeder. Ibidem 1865.
8. W. Krause. Anatomische Untersuchungen 1861. p. 64.
9. L. Auerbach. Ueber einen Plexus myentericus. Breslau 1862 u. Virch. Arch. Bd. 30.
10. Breiter u. Frey. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XI. p. 126.
11. J. Kollmann. Ueber den Verlauf der Vagi in der Bauchhöhle. Zeitschr. f. wiss. Zool. X. p. 413.
12. Kölliker. Gewebelehre 1867.
13. Gerlach. Ueber den Auerbach'schen Plexus myentericus. Leipz. physiol. Arbeiten VII. 1872.
14. E. Klein. Contributions to the Anatomy of Auerbachs plexus in the intestine of the frog and toad. Quarterly Journal of microscopical science 1873. p. 377.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXVII u. XXVIII.

Fig. 1. Plexus myentericus aus dem Dünndarme des Kaninchens. Blutgefässe (a) schwarz; Plexus (b) grau. Das mit Berlinerblau injicirte Capillarnetz zeigt längliche Maschen und gehört dem Muskelstratum. Die Nervenzellen in den Ganglien haben sich bedeutend dunkler gefärbt, als die Stränge; die dünnen secundären Stränge sind netzartig zwischen den breiteren Hauptsträngen ausgespannt. Oc. 3. S. 4. Hartnack.

Fig. 2. Dasselbe Präparat bei Loupenvergrösserung. Die secundären Stränge treten nur undeutlich als schraffirter Untergrund hervor.

Fig. 3. Plexus myentericus aus dem Dickdarme der Katze. Essigsäure-Chromsäurepräparat in Glycerin eingeschlossen. Ein Hauptstrang des Geflechtes mit 4 Ganglienzellen, deren Fortsätze sich sehr weit verfolgen lassen und bei a Theilungen eingehen. Die Contouren der Zellen und ihrer Fortsätze sind mittels der Camera lucida aufgenommen. Oc. 3. S. 8. Hartnack.

Fig. 4. Unipolare Ganglienzelle aus dem Dünndarme der Katze. Die Fibrillen des Zellfortsatzes treten sehr scharf hervor und lassen sich eine Strecke weit im Ganglion verfolgen. Die Contouren der Zelle und ihres Fortsatzes sind mittels der Camera lucida gezeichnet. — Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 8. Hartnack.

Fig. 5. Froschoesophagus. Nervenstämmchen (a), die sich in ein Netz auflösen und zahlreiche Fäden zum Epithel (b) schicken. Das Netz ist unvollständig, weil mehrere Fäden vom Schnitte getroffen wurden. Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 4. Hartnack.

Fig. 6. Froschoesophagus. Schiefschnitt; man sieht die Nerven bis ans Epithel reichen. Die Endigungsweise ist jedoch nicht sicher festzustellen. Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 7.

Fig. 7. Flimmerepithel des Froschösophagus mit Chlorgold behandelt; ein Theil der Epithelien hat Becherform angenommen. Man sieht zwischen den Epithelien schwarze Fäden, die sich bei a theilen. Oc. 3. S. 7. Hartnack.

Fig. 8. Froschmagen. a. Nervenbündel, die zum Theil mit den Gefässen die Muscularis mucosae (c) durchbohren, um sich in der Schleimhaut zu verzweigen. Die Verdickungen an den Nervenfäden können bei oberflächlicher Betrachtung für Endkolben gehalten werden. (Die Nervenfasern in den Nervenbündeln a sind aus Versehen zu fein gezeichnet.) Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 5. Hartnack.

Fig. 9. Froschmagen. Schiefschnitt. Man sieht eine Anzahl Nervenfäden (a) aus tiefen Schleimhautschichten gegen die Oberfläche ziehen und auf diesem Wege zum Theil den Drüsen (c) anliegen. Andere Fäden verlaufen horizontal. b. Capillar. m. Muscularis mucosae. Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 8. Hartnack.

Fig. 10. Froschmagen. Nervenfasern a, die zwischen den Drüsen verlaufen und bis ans Oberflächenepithel zu verfolgen sind. Ein Nervenfaden liegt der Drüse unmittelbar an und scheint die Membrana propria zu durchbohren. m. Muscularis mucosae. Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 8.

Fig. 11. Froschmagen. Gefässnerven (a) die Capillaren (b) umspinnend. Der untere Faden verläuft bogenförmig (conf. Text). m. Muscularis mucosae. Das Oberflächenepithel ist entfernt. c. Drüse, die nur zum kleinsten Theil in den Schnitt gefallen ist. (Nur an solchen

äusserst feinen Schnitten bekommt man eine klare Anschauung von dem Verlaufe der Gefässnerven, da sonst die dunkel gefärbten Drüsen die feinen Fäden verdecken.) Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 8.

Fig. 12. Muscularis mucosae des Froschmagens. Zwischen den querdurchschnittenen Muskelspindeln sieht man bei a Bruchstücke das zwischen den Muskelspindeln ausgebreiteten Nervenendnetzes. Der Deutlichkeit halber sind einige den Fäden anliegende Muskelspindel in der Zeichnung weggelassen. Chlorgoldglycerinpräparat. Oc. 3. S. 8.

Beiträge zur Anatomie des menschlichen Kehlkopfs.

Von

Dr. J. Disse.

Hierzu Taf. XXIX und XXX.

Die anatomische Untersuchung, welche, je eingehender sie ist, desto gründlicher das Organ zerstört, führt uns nur auf Umwegen zur genauen Kenntniss desselben. Denn nicht das Ganze stellt sich uns vor, nur Theile, die um so kleiner sind, je vollständiger wir sie kennen zu lernen wünschen. Wir erhalten so, als Ergebnisse der Einzeluntersuchungen, eine Reihe von Anschauungen, die wir im Geist zu einer Gesammt-Vorstellung reconstruiren müssen; diese, durch eine Reihe von Schlussfolgerungen gewonnen, giebt uns Aufschluss über die Structur eines Körpertheils.

Die Einzelbilder, von denen das Gesammtbild abstrahirt wird sind Errungenschaften unserer Untersuchungsmethoden; je mannigfaltiger diese sind, je verschiedener die Bilder, die sie liefern, desto umfassender, vielseitiger wird unsere Kenntniss. Dazu ist nicht erforderlich, dass eine neue Untersuchungsmethode wesentlich neue Ergebnisse liefere; wir heissen sie willkommen, wenn sie auch nur den Zweck hätte, die Richtigkeit der bisherigen Anschauungen in Allem Wesentlichen zu bestätigen, Einzelheiten aufzuklären.

Diese Aufklärung giebt weniger das Auffinden von Unbekanntem, als die Gruppirung des Vorhandenen; letztere allein ist es, welche uns ein Organ verstehen lehrt, nachdem wir es kennen. Möge denn die Betrachtung eines Organs von bisher wenig beach-

tetem Gesichtspuncte aus die Publication einer Arbeit entschuldigen, welche nach so vielen gründlichen Untersuchungen des positiv Neuen so wenig bringen kann.

Neu ist indessen eine Betrachtung des Kehlkopfs und Pharynx, welche Horizontalschnitte zu Grunde legt, nur dann, wenn man »neu« mit »wenig angewendet« identificirt; sie ist um so eher der Gefahr ausgesetzt, unrichtige Anschauungen zu liefern, da sie nicht durch andere Anschauungsweisen corrigirt wird.

Diese Einseitigkeit ist aber gerade das, was Verfasser wirken lassen möchte; das Corrigens, Kenntnisse der Anatomie des Kehlkopfs, die auf anderen Präparationsmethoden basiren, besitzt Jeder, der diesem Versuche einen Blick schenkt.

Herr Prof. Gerlach hatte die Güte, mir die Präparate seiner mikroskopischen Sammlung, welche den Kehlkopf umfassen, zur Verfügung zu stellen. Es sind 115 Horizontalschnitte, zwei kindlichen Kehlköpfen entnommen. Eine grosse Anzahl hat den Pharynx mitgetroffen, was nicht nur sehr schöne, sondern auch sehr instructive Bilder liefert. Die Präparate sind injicirt und mit Carmin gefärbt.

Ordnete man die besseren Schnitte nach den Gegenden, denen sie entnommen waren, so bildeten sich naturgemäss drei Categorien. Die erste umfasst die Gegend zwischen Epiglottis und plica thyreo-arytaenoidea superior (Henle, glottis spuria autor.), also das Vestibulum laryngis; sie enthielt 31 Nummern.

Der zweiten, stimmbildenden Region, von der Spitze der Cartilagg. arytaenoideae bis zum oberen Rande des Ringknorpels, gehören 26 Nummern an.

Das Ostium tracheale laryngis endlich war durch 45 Nummern vertreten.

Vestibulum laryngis Luschka.

Die seitlich von den Plicae ary-epiglotticae, vorn von der Basis der Epiglottis begrenzte obere Apertur des Kehlkopfs (Ostium pharyngeum laryngis), hat nicht nur eine oftmals wechselnde, sondern auch schwer zu beschreibende Gestalt, da die Art des Uebergangs der Kehlkopfschleimhaut in die Wand des Pharynx sich kaum im Bilde, um so weniger in Worten darstellen lässt.

Zwei Momente erklären dies; es verläuft das Ostium pharyn-

geum laryngis schräg zwischen der frontalen und der horizontalen Ebene, und aus dieser schrägen Richtung geht die Schleimhaut unter Bildung eines nach hinten convexen Bogens weit nach vorn, um sich in den Sinus pyriformis Henle (fossa navicularis autor.; sinus pharyngo-laryngeus Luschka) einzusenken. Ungleich einfacher stellen sich die Verhältnisse dar, wenn man einen Horizontalschnitt betrachtet. (S. Fig. 1.)

Das Lumen der oberen Kehlkopfapertur ist in seinem vorderen Theile ähnlich einem Fünfeck, dem der hintere Winkel fehlt; ein ziemlich breiter Spalt, von parallelen Schleimhautzügen begränzt, vermittelt die Communication zwischen Kehlkopf und Pharynx. An der Stelle, wo Kehlkopf und Pharynx in einander übergehen (a), beginnen die parallelen Züge zu divergiren; unter Bildung einer ∾förmigen Linie, deren erste Convexität nach hinten, deren zweite nach vorn sieht, erreicht die Schleimhaut jederseits das Cornu superius des Schildknorpels (Fig. 1, 2), an das sie sich anlehnt. Die erste, nach hinten gerichtete Convexität umfasst so einen säulenartigen Vorsprung, der den seitlichen, durch die zweite Convexität umschlossenen Hohlraum (Fig. 1, sp) vom Lumen des Kehlkopfs scheidet.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse auf einem tiefer gelegten Durchschnitt. (S. Fig. 2.)

Der transversale Durchmesser sowohl des Lumens als auch des Spalts ist geringer; glich ersteres vorhin einem Hufeisen, so erscheint es jetzt in Verbindung mit seiner spaltförmigen Fortsetzung als ein Löffel mit langem Stiel. Wo dieser Stiel endet, im Cavum pharyngis, erfolgt ebenfalls eine Aenderung der Richtung des begrenzenden Schleimhautzuges; war sie bisher sagittal, so springt sie jetzt unter Bildung eines abgerundeten, beinahe rechten Winkels in die transversale Richtung über, von der sie etwas nach vorn abweicht. In der Nähe des Schildknorpels ändert sie wieder ihre Verlaufsrichtung; unter spitzem Winkel nach rückwärts umbeugend, folgt sie dem Schildknorpel, der ihr zur Stütze dient.

Das Ostium pharyngeum laryngis ist also ein sich gleichzeitig in zwei Richtungen, von vorn nach hinten und von oben nach unten verschmälernder Spalt, der vorn breiter als hinten ist. Die Tiefe des Sinus pyriformis, sowie die Art des Schleimhautüberganges in denselben bleibt oben ebenso wie unten; dabei nimmt die Mächtigkeit der Schleimhautfalte, welche den Sinus pyriformis vom Kehl-

kopf trennt, continuirlich zu, je näher man der Spitze des Giessbeckenknorpels kommt. (Vergleiche Fig. 1 u. 2.)

Diese Folgerungen sind nicht die einzigen, die sich aus der Vergleichung beider Horizontalschnitte ergeben.

Die Schleimhaut, deren wir beiläufig gedachten, ist vorn, der Incisura cart. thyreoid. gegenüber, in Längsfalten gelegt (Fig. 1, f), das gefaltete Stück verläuft transversal. Wo diese Fältelung aufhört, biegt jederseits die Schleimhaut nach rückwärts um, zuerst lateralwärts, dann medianwärts ziehend. Die Breite des gefalteten Stückes ist gleich der Breite der Incisura cart. thyreoideae; sie ist ebenfalls annähernd gleich der Breite des Spaltes, der sich in das Cavum pharyngis öffnet. (Fig. 1.)

Das Epithel (Fig. 1, e) und spärliche, auf dasselbe folgende circuläre Bindegewebszüge betheiligen sich an der Faltenbildung; die tiefer gelegenen Bindegewebszüge sind theils parallel dem Verlaufe des Schildknorpels, theils begleiten sie in stärkeren Bündeln die Gefässe. (Fig. 1, b I.)

Eine Scheidung zwischen mucosa und nervea (Henle) ist nicht ausgeprägt; den Raum zwischen Epithel und Knorpel füllt Bindegewebe aus. Die dem Epithel näheren und auch die mittleren Schichten enthalten acinöse Drüsen, deren Ausführungsgänge man theilweise münden sieht. (Fig. 1, d I.) Diese Drüsen sind nicht gleichmässig auf die Circumferenz des Lumens vertheilt; sie stehen zu beiden Seiten des Spaltes, also im hinteren Abschnitt des Kehlkopflumens. Der freie Rand desselben ist bis dicht an den Pharynx von ihnen besetzt; wo die Schleimhaut ihre Richtung ändert (a), hören die Drüsen mit einem Schlage auf. Die Ausführungsgänge treten, einander parallel, zur Oberfläche. Eine zweite Drüsengruppe steht in derjenigen Schleimhautpartie, welche das Lumen des Kehlkopfs von vorn her begränzt (Fig. 1, gl); ausserdem zeigen sich auch solche in der Umgebung des Ventriculus laryngis. Wir werden diese Verhältnisse unten genauer besprechen.

Die dem Epithel zunächstliegenden Bindegewebsschichten entbehren der stärkeren, mit freiem Auge sichtbaren Gefässe durchaus. Bei schwacher Vergrösserung (Hartnack Ocul. III, Objectiv II) bemerkt man in denselben transversal ziehende, gegen das Epithel hin sich verzweigende Gefässe, die noch arteriellen Charakter tragen (Fig. 1, g). Sie lösen sich in ein weitmaschiges, oberflächliches Capillarnetz auf.

Die mit freiem Auge sichtbaren Gefässe verlaufen vertikal. Sie sind stets an derselben Stelle anzutreffen, da nämlich, wo die Seitenplatte des Schildknorpels endet. (Fig. 1.)

Der Theil des Schildknorpels nämlich, welcher in Fig. 2 die Gefässe deckt, gehört der Wurzel des Cornu superius an; dieselbe wird von der eigentlichen Seitenplatte abgegränzt durch das Tuberculum cart. thyreoid. (Henle), auf das wir zurückkommen.

Eine dünne Bindegewebslage trennt die verticalen Gefässe vom Schildknorpel; wenig dicker ist die Schicht, die sie vom Cavum pharyngis resp. vom Sinus pyriformis scheidet. Sie liegen also in der äusseren Schicht der Kehlkopfwandung, wenig geschützt, wenn man den isolirten Kehlkopf betrachtet. Andrerseits muss eine Zerstörung der Kehlkopfschleimhaut schon sehr tief greifen, wenn sie ein einigermaassen nennenswerthes Gefässe treffen soll.

Aus diesen Gefässen gehen, entweder ganz horizontal oder schräg aufsteigend, die feineren Gefäss hervor, die zur Schleimhaut ziehen.

Nach vorn und medianwärts von den Gefässen, gegen die Incisura cart. thyreoid. hin, ist die Schleimhaut durch eine längliche, mit dem längsten Durchmesser dem Knorpel parallele, von einem Epithelsaum eingefasste Lücke (Fig. I, v) unterbrochen. Die Länge derselben ist ungefähr gleich einem Viertel der Länge der Knorpelplatte; der Saum ist wellig, unregelmässig ausgebuchtet; die Oeffnung, welche er umfasst, ist der Querschnitt des Ventriculus laryngis. Derselbe liegt also zu beiden Seiten der Incisura cart. thyreoid. hinter dem medialen, der Incisur nächsten Viertel des Knorpels. Vom Knorpel trennt seine Wand ein dünnes Bindegewebe, dessen Züge sich in die des Perichondriums verlieren; die Höhle liegt dem Knorpel bedeutend näher als dem Lumen des Kehlkopfs.

Die Schleimhaut des Ventriculus laryngis ist in Längsfalten gelegt, die im medialen Theil stärker als im lateralen entwickelt sind. Die Mächtigkeit seines flimmernden Cylinderepithels ist gleich der des Kehlkopfepithels; vereinzelte acinöse Drüsen liegen jederseits an der medialen Spitze des Ventriculus, zwischen ihm und dem Schildknorpel. (S. Fig. 1, Fig. 2, d.) Tiefer unten umgeben den Ventrikel statt der Bindegewebszüge auch wohl Muskelbündel; wir kommen darauf zurück.

Zwischen den beiden Ventrikeln ändert die Schleimhaut ihren

Charakter. Statt der lockern, gefässhaltigen Bindegewebsschicht, die wir unter dem Epithel sahen, treffen wir hier, der Incisura cart. thyreoid. gegenüber, feste Bindegewebszüge, zwischen die acinöse Drüsen derart eingestreut sind, dass dichte Bindegewebsmassen mit dünneren Drüsenaggregaten alterniren. (Fig. 1, gl). Am dichtesten ist dies gemischte Gewebe unter dem Epithel; gegen die vordere Begrenzung der Incisur hin wird es lockerer. Nur an den knorpligen Begrenzungen der Incisur finden sich wieder dichte, aber weniger mächtige Faserzüge, Fortsetzungen des Perichondriums, die theilweise nach hinten umbiegen und in die Schleimhaut ausstrahlen. (Fig. 2, te.)

In ihrer Gesammtheit bildet diese, ziemlich derbe Ausfüllung der Incisura cart. thyreoid. das Ligamentum thyreo-epiglotticum. Es sondert sich, wie ein Blick auf Fig. 1 lehrt, durchaus nicht scharf von der Schleimhaut, sondern erscheint als eine den localen Verhältnissen angepasste Verstärkung ihrer Züge. Die Drüsen dieser Region sind gezwungen, zwischen diesen straffen Fasern sich auf einen möglichst kleinen Raum zu beschränken, und haben sich deshalb in Reihen übereinander geordnet; so ist aber ermöglicht, dass dieser Abschnitt der Kehlkopfcircumferenz ebenso reich an Drüsen ist, als die erwähnten Abschnitte. Ob man aber berechtigt ist, Züge drüsenhaltigen Bindegewebes als ein besonderes Band aufzuführen, lässt sich bezweifeln; das heisst doch den Begriff »Band« zu willkürlich ausdehnen.

Die Cornua superiora des Schildknorpels sind auf unserem Querschnitt von den Seitenplatten ziemlich entfernt, aber in deren Flucht gelegen. Sie stehen durch Fortsetzungen des Perichondriums externum und internum mit den Seitenplatten in Verbindung. Die Wand des Kehlkopfs ist an dieser Stelle eine Strecke weit rein bindegewebig.

Die Cornua superiora stützen schon nicht mehr die Wand des Kehlkopfs, sondern die des Pharynx.

Ein Vergleich mit einem tiefergelegten Querschnitt (Fig. 2) giebt uns Aufschluss über die Art, wie sich Einzelheiten geändert haben.

Die Verschmälerung des Lumens ist schon erwähnt; auch der Umstand wurde angegeben, der die Formänderung verursacht. Es ist die Dickenzunahme der Wand in der Richtung von oben nach unten, mit der eine Vermehrung der Dichtigkeit verbunden ist. Die

Bindegewebsbündel sind zahlreicher geworden und sie liegen näher aneinander.

Die Zahl und Anordnung der Gefässe ist annähernd dieselbe geblieben; die Anzahl der Drüsen indess ist vermehrt. Sie reichen weiter nach vorn; während sie aber um so spärlicher werden, je näher man der Incisura cart. thyreoid. sich nähert, erreichen sie das Maximum ihrer Dichtigkeit am freien Rande des Spalts zwischen Kehlkopf und Pharynx, in dessen Schleimhaut die Cartilago cuneiformis (Henle, cart. Wrisbergii aut.) eingeschlossen ist.

Die Falten der Schleimhaut des Ventriculus laryngis nehmen an Anzahl bis zu einer gewissen Tiefe zu; sie verlaufen vertical. Die Drüsen werden dabei zahlreicher (s. Fig. 2, gl) verhalten sich also wie die Drüsen des eigentlichen Kehlkopfraums. Die Stütze der Wand des Ventrikels bilden Muskelfasern, tae, Fig. 2; es ist also sehr wohl möglich, dass durch Contraction derselben sein Lumen comprimirt, ja temporär geschlossen wird.

Diese Veränderungen gehen vor sich bis zu der Stelle, die dem Anfange des Cornu superius entspricht; dieselbe kennzeichnet sich durch eine Aenderung der Knorpelflucht (s. Fig. 2, gc). Die hintere, kürzere Partie der Seitenplatte des Schildknorpels, die eigentliche Basis des oberen Horns, biegt unter Bildung eines stumpfen Winkels aus ihrer bisherigen Richtung medianwärts um: verläuft die Seitenplatte im Bogen lateral-rückwärts, so zieht die Wurzel des Cornu superius parallel der Medianebene nach hinten. Der Knorpel ist also geknickt; der Knickung entspricht stets ein der Aussenfläche aufsitzender, stumpfer Höcker, den Henle Tuberculum cart. thyreoid. nennt. Passender wäre, da an dieser Stelle der Knorpel seine Richtung ändert, der Name »Genu«, den wir beibehalten wollen, um einen kurzen Hinweis auf diese, in topographischer Beziehung wichtige Stelle zu haben. Bis zum Genu cart. thyreoid. reicht nämlich die Wand des Pharynx nach vorn; ihm entspricht der spitze Winkel, unter dem die Schleimhaut des Sinus pyriformis nach rückwärts umbiegt, Fig. 2, p. Das Genu begrenzt ferner auf der Aussenfläche des Knorpels den Ursprung des M. laryngo-pharyngeus; vor ihm entspringt kein Bündel dieses Muskels, dessen Ursprung somit auf die Wurzel des Cornu superius cart. thyreoid. beschränkt ist.

Vom Pharynx haben wir bisher nur die vordere Wand kennen gelernt; wir haben gesehen, wie die Schleimhaut derselben aus dem

Kehlkopf sich umbiegt, wobei sie ihre Drüsen verliert. (Fig. 1 u. 2.) Den Uebergang der vordern in die Seitenwand, deren Anfang das Cornu superius des Schildknorpels zur Stütze dient, vermochten wir auch eine Strecke weit nach hinten zu verfolgen. Ein Querschnitt, der die ganze Circumferenz des Pharynx mitgetroffen hat, wird uns näher über die Verhältnisse dort informiren. (S. Fig. 3.)

Der zum grossen Theil von vertical verlaufenden, gewissermaassen an der Schädelbasis suspendirten Muskelblättern eingeschlossene, nach vorn mit der Nasen- und Mundhöhle communicirende Hohlraum des Schlundkopfs hat, weil er nur von nachgiebigen Seitenwänden eingeschlossen ist, eine nach seiner Füllung wechselnde, sehr variable und besonders durch Ausdehnung der Vergrösserung fähige Gestalt. Erst da, wo das doppelt ausmündende Luftrohr, an dessen Bildung der Schlundkopf eben so sehr Antheil nimmt als die Mundhöhle, sich vom Verdauungstractus ablöst, wird dem Pharynx eine mit vereinfachter Function sich vereinfachende Gestalt. Bestimmte laterale Grenzen treten auf, die seine Breite bestimmen, indem sie seine Seitenwand stützen; die vordere, durch die Communication mit den Gesichtshöhlen wie durch eingeschnittene Fenster entfernte Wand schliesst sich und findet am Kehlkopf eine theils häutige, theils knorplige Grundlage. So wird der Uebergang des Schlundkopfs aus einem unregelmässig begrenzten Raum in einen Schlauch eingeleitet, der naturgemäss der Kreisform zustreben muss; wie dieser Uebergang nicht unvermittelt, sondern allmählich erfolgt, lehrt uns ein Blick auf Fig. 3, ph.

Wir sehen einen flach gekrümmten, nach hinten convexen Spalt, dessen Breite an den Seiten grösser als in der Mitte ist. Seine Krümmung ist flacher als die entgegengesetzt verlaufende des Schildknorpels, er liegt in der frontalen Ebene, welche durch das Genu cart. thyreoid. gelegt ist.

Henle nennt die Anheftung des Pharynx an den Kehlkopf eine lockere; dies gilt für den tiefer gelegenen Abschnitt des Pharynx, dicht über dem Ringknorpel, bezeichnet aber nur ungenau das Verhältniss des Pharynx zum Vestibulum laryngis. Wie oben erwähnt, sind die ersten Anlehnungspunkte, die die Schleimhaut des Pharynx findet, die oberen Hörner des Schildknorpels. Ihnen folgt die Seitenwand des Pharynx nach unten, gegen den Ringknorpel hin, und nimmt daher den hinteren Theil der Seitenplatte als festen Halt, welcher, in der Flucht der Cornua supp. liegend, gewisser-

maassen deren Basis bildet. Der Abstand derselben von einander bestimmt die grösste Breite, welche der Pharynx in dieser Höhe erreichen könnte; dieses Maximum wird am Lebenden niemals in Wirklichkeit gewonnen, da ja die Innenfläche der Knorpel noch von Schleimhaut bekleidet ist. Man muss also die Dicke der häutigen Wand jederseits vom Linear-Abstand der hinteren Enden des Schildknorpels abziehen, um die wirkliche grösste Breite des Pharynx, so lange er hinter dem oberen Kehlkopfabschnitte verläuft, zu finden.

Die Schleimhaut der Seitenwand ist auf eine kurze Strecke an die Innenfläche des Schildknorpels angewachsen (s. Fig. 3); sie nimmt dieselbe vom Genu bis zur hinteren Spitze ein. Indem sie nun in die vordere resp. hintere Wand umbiegt, bildet sie jedesmal einen spitzen Winkel. So erscheinen die lateralsten Enden des Pharynx am breitesten; jedes Ende ist in eine vordere und eine hintere Spitze ausgezogen. (S. Fig. 3, a, b.)

Sehr dünne, dem Perichondrium parallele Bindegewebszüge trennen die glatt angeheftete Schleimhaut an dieser Stelle vom Schildknorpel; von ihrer Umbeugungsstelle an ist auf eine kurze Strecke medianwärts die Schleimhaut in eine Anzahl von Längsfalten gelegt, die an der hinteren Peripherie stärker als an der vorderen ausgeprägt sind.

Auf die Schleimhaut der vorderen und hinteren Wand folgen animale Muskeln; vorn der M. arytaenoideus, hinten der M. laryngo-pharyngeus. Die Dicke und der Bau derjenigen Schicht, welche die Schleimhaut von dieser Unterlage trennt, ist indessen an der vorderen und hinteren Wand ungleich.

Vorn zerfällt die trennende Schicht in drei Abtheilungen, eine mittlere und zwei seitliche; diese sind bindegewebiger Natur, jene, deren Grenze jederseits durch eine sagittale Linie begrenzt wird, die den kreisförmigen Querschnitt des Giessbeckenknorpels halbirt (s. Fig. 3, c. a.), ist ein Aggregat acinöser Drüsen. Die Mächtigkeit dieser Drüsenschicht im sagittalen Durchmesser ist gleich der Hälfte der Mächtigkeit der Zwischenwand, die Kehlkopf und Pharynx in dieser Höhe (Beginn der Incisura cart. thyreoid.) scheidet. In verticaler Richtung reicht diese Drüsenschichte nach oben und unten noch eine Strecke weit; die Anzahl der Drüsen nimmt dabei ab, so dass die ganze Masse eine Spindelform erhält.

Die Schichte, welche die Schleimhaut der hinteren Wand vom

M. laryngo-pharyngeus trennt, enthält hie und da eine acinöse Drüse. Ihre Dicke ist geringer als die der vorderen Zwischenschichte.

Ein Blick auf den Kehlkopf (Fig. 3) belehrt uns über das Verhältniss der Drüsen dicht über der Glottis spuria. Die Mächtigkeit der Schichte zwischen Knorpel und Epithel, also die Dicke der Kehlkopfwand, sowie die Anordnung der Gefässe, zeigt gegen die höheren Abschnitte keine wesentlichen Modificationen; der Ventriculus laryngis liegt dem Schildknorpel noch ebenso nah wie früher, hat sich also im Herabsteigen von seiner Wand nicht entfernt, oder richtiger in seiner Ausdehnung nach oben der Wand nicht genähert. Nur hat sein längster Durchmesser etwas zugenommen, woraus folgt, dass sich der Ventrikel um so mehr verengert, je höher er hinauf reicht. Das Bindegewebe aber, welches zwischen Epithel und Knorpel verlief, ist beinahe verschwunden. An seiner Stelle liegt eine continuirliche Drüsenschichte; spärliche Bindegewebszüge bilden ein Stroma, in dessen weiten Maschen Drüse an Drüse liegt (Fig. 3). Auch die Wand des Ventriculus laryngis ist rings von Drüsen umgeben.

Die Veränderungen in der Zusammensetzung der Wand des Kehlkopfs sind so beträchtlich, dass alles andere, wie Veränderungen in der Gestalt des Lumen, Fältelung der Schleimhaut, Verhalten des Knorpels, in den Hintergrund tritt. Ueber diese Verhältnisse belehrt die Abbildung.

Aus der bisherigen Schilderung ergibt sich eine Regel, die durch Betrachtung aller Querschnitte bestätigt wird; sie erläutert die Art der Drüsenausbreitung im Kehlkopf, und zwar in den beiden Abtheilungen des Vestibulum laryngis, Lumen und Ventrikel. Die Drüsen verhalten sich hier wie dort; findet man sie in der Schleimhaut des Lumen, so kommen sie auch in der Wand des Ventrikels vor; stehen sie im Lumen dicht, so sind sie auch im Ventrikel häufig, und umgekehrt.

In beiden Abtheilungen des Vestibulum laryngis zeigen also die Drüsen in Bezug auf Vorkommen und Anzahl ein proportionales Verhalten; dabei nimmt ihre absolute Häufigkeit in der Richtung von oben nach unten hin zu.

Wir haben bisher die Fiction festgehalten, als communicire der Kehlkopf mit dem Pharynx durch einen Spalt; wir haben säulenähnlicher Schleimhautfalten erwähnt, die das Cavum pharyngis vom Kehlkopflumen trennen sollten. Drüsen traten zuerst im laryngealen

Rande dieser Säulen auf. Diese Vorstellung bedarf der Berichtigung. Die Säulen sind nichts anderes als der Schrägschnitt der Plicae ary-epiglotticae; die Breite des »Spalts« ist der Ausdruck des Abstandes ihrer Ränder. Die dem Kehlkopf im Gegensatz zum Ventriculus zugeschriebenen Drüsen liegen im hinteren (tieferen) Abschnitt der Plica ary-epiglottica. Sie nehmen an Anzahl von der Epiglottis zum Giessbeckenknorpel sehr rasch zu und ordnen sich dabei in mehrere Reihen über einander. Vom freien, medialen Rande der Schleimhautfalte entfernen sie sich dabei immer mehr, und verdrängen das Bindegewebe der Falte fast gänzlich, so dass dicht über der Spitze der Cart. arytaenoidea die Plica ary-epiglottica ein Drüsenaggregat ist. Dass der Ventriculus laryngis bis zur Basis der Epiglottis hinauf reicht, erwähnt auch Henle (Eingeweidelehre 2te. Aufl. S. 273). Ueber seine Längenausdehnung, parallel der Seitenplatte des Schildknorpels, habe ich keine Angaben gefunden: sie ist, wie aus Fig. 1 bis 3 hervorgeht, in seiner oberen Hälfte keine bedeutende und beträgt $1/4$ bis $1/6$ der Länge des Schildknorpels, von der Medianlinie bis zum Genu hin gemessen. Das Vestibulum laryngis reicht von der Basis der Epiglottis, welche die obere Apertur der Incisura cart. thyreoid. einnimmt, nach unten bis zur Cartilago corniculata (Henle, cart. Santorini). Die Höhe desselben übertrifft vorn um etwas die Tiefe der Incisur des Schildknorpels.

Eigentlicher Kehlkopf.

Die zweite Abtheilung des Kehlkopfs, die stimmbildende Partie, reicht, von oben nach unten gerechnet, von der Spitze bis zur Basis der Cartt. arytaenoid. Die Höhe dieser Abtheilung wird also durch die verticale Länge der Giessbeckenknorpel bestimmt; ihr Lumen ist vermöge der grossen Beweglichkeit der Knorpel beständigen Wechsels fähig, ihre Wand, abgesehen von der die Stimmbänder bildenden Schleimhaut, theils knorpelig, theils musculös. Als knorplige Stütze fungirt der Schildknorpel, und zwar die Partie, welche zwischen dem tiefsten Punkte seiner Incisur und seinem unteren Rande liegt; er stützt die vordere und die Seitenwände. Die hintere Wand ist nur theilweise musculös; es sind die Giessbeckenknorpel und lateralwärts von denselben gelegene Bindegewebszüge, welche sich

mit dem M. arytaenoideus in die Aufgabe theilen, das Lumen des Kehlkopfs von dem des Pharynx zu trennen.

In ruhendem Zustande ist jenes, in der Höhe der Spitzen der Cartt. arytaenoid. und des Anfangs der Incisura cart. thyreoid., deutlich rautenförmig; seine vordere Spitze reicht bis nahe an den Schildknorpel, sein hinterer Winkel zwischen die Carth. arytaen. hinein, bis auf die Fasern des M. arytaenoideus, von denen er durch einen dünnen Schleimhautsaum getrennt wird. Die breiteste Stelle liegt gleiehweit von der vorderen und der hinteren Spitze entfernt; ihre Breite ist etwas grösser als der Abstand der medialen Enden des Giessbeckenknorpels (s. Fig. 4). Die Stütze der Schleimhaut bilden Bindegewebszüge, die an einem medianen Bindegewebswulst, der den Schildknorpel unterhalb der Incisur verstärkt (Henle), entspringen.

Nach beiden Seiten hin divergiren von diesem Wulst aus zwei Hauptzüge, die geschlängelt und sich allmählich auflösend zum lateralen Rande der Giessbeckenknorpel hinziehen (Fig. 4, 1). Diese bilden die laterale Grenze und zugleich die Grundlinie eines Dreiecks, dessen andre Seiten von der Verbindungslinie zwischen Bindegewebswulst des Schildknorpels und Spitze der Cart. arytaenoidea, sowie von der vorderen Fläche dieses Knorpels gebildet werden.

Dieses Dreieck schliesst die Drüsenschichte der Kehlkopfswand ein (s. Fig. 4). Ausserdem stehen die Drüsen dicht in den Fächern des medianen Bindegewebswulstes, sowie in der Wand des Ventriculus laryngis.

Zugleich mit den Giessbeckenknorpeln tritt ein neues Structurelement des Kehlkopfs auf, dessen Vorkommen den stimmbildenden Abschnitt desselben auszeichnet, und seine Funktion ermöglicht; es ist das Gewebe der willkürlichen Muskeln.

Ansatzpunkt aller Muskeln, nothwendige Vorbedingung derselben ist die einzige bei der Stimmbildung massgebende Abtheilung der Kehlkopfwand, die durch ihre Beweglichkeit eine Muskelaktion zulässt, die Cartt. arytaen. Zu jedem treten von vorn, oben und unten die Muskelbündel heran; eine Schicht transversaler Fasern verbindet beide Knorpel. Die Vermehrung der Muskelbündel, die eine verhältnissmässig fortschreitende Vermehrung der Angriffspunkte postulirt, bewirkt eine von oben nach unten immer grösser werdende Fläche der Cartt. arytaen. Die Gestalt derselben wird dabei immer complicirter.

Ueber die Art, wie beides zugleich vor sich geht, wie ferner die Muskeln die neu hinzugekommenen Angriffspunkte unter einander vertheilen, also über successive Veränderungen der Knorpelgestalt und über das Verhältniss der Muskelansätze, belehrt in ausgiebigstem Maasse der Querschnitt in verschiedener Höhe. Zugleich liefert er eine sichere Basis zur Entscheidung der Frage: Ist eine Scheidung der inneren Kehlkopfmusculatur in drei selbständige Muskeln berechtigt?

Um dieser Entscheidung näher zu kommen, betrachten wir zunächst die Aenderung der Knorpelgestalt, dann die Art der Muskelvertheilung.

Der Giessbeckenknorpel ist an seiner Spitze in sagittaler Richtung comprimirt; der transversale Durchmesser übertrifft den sagittalen um das 5 bis 6fache (Fig. 4, ca), so dass der Knorpelquerschnitt die Gestalt einer leicht nach hinten convexen Platte mit verdicktem lateralem Rande hat. Gegen die Basis zu verdickt sich der Knorpel zunächst im sagittalen Durchmesser; dabei steht der längste Durchmesser nicht mehr transversal, sondern nimmt eine immer mehr diagonale Richtung zwischen der sagittalen und frontalen Ebene an. Der Knorpel zieht sich nach vorn und medianwärts in eine Spitze aus; diese ist der Beginn des Processus vocalis.

Indem diese Spitze nun immer länger, der hintere Rand dagegen immer dicker und abgerundeter wird, — der Beginn des Processus muscularis — entsteht die in Fig. 5 dargestellte Form des Knorpels etwas oberhalb der Articulatio crico-arytaenoidea.

Diejenigen Insertionspunkte, welche von Anfang an der verdickte laterale, spätere hintere Rand des Knorpels bietet, werden zuerst in Anspruch genommen. Am weitesten hinauf reicht der M. arytaenoideus und inserirt sich jederseits an der Kante und der lateralen Hälfte der hinteren Fläche des Knorpels (Fig. 4 ma). Gleichzeitig mit ihm treten Bündel auf, die erst am Insertionsrande sich vom M. arytaenoideus trennen und weiter nach vorn umbiegen; (Fig. 4 t a e). Im vorderen Abschnitte des Kehlkopfes werden sie jederseits an der lateralen Gränze der Drüsen sichtbar, theils im Längs-, theils im Querschnitt getroffen. Sie steigen also schräg auf und gehören dem M. thyreo-aryepiglotticus an. Diesen Bündeln begegneten wir schon oben, wo sie zu beiden Seiten des Ventriculus laryngis hinzogen (Fig. 2, 3, t a e).

Erst allmählich, je mehr der laterale Rand des Giessbecken-

knorpels sich der Form des Processus muscularis nähert, treten zu ihm Muskelbündel heran, die von dem Schildknorpel in der Nähe der vorderen Medianlinie entspringen. Diese Fasern nehmen an Anzahl continuirlich zu; dabei greifen sie vom lateralen Rande her immer weiter auf die vordere Fläche des Knorpels über. Da sie geradlinig verlaufen, engen sie die Drüsenschicht immer mehr ein, je näher sie dem medialen Knorpelrande kommen; schrittweise gewinnen sie Terrain, so dass die Drüsenschichte, auf dem Frontalschnitt betrachtet, sich nach unten hin ziemlich rasch verjüngt. Schliesslich bilden die Muskelfasern nicht nur die laterale, sondern auch die untere Grenze der Drüsen, welche also gewissermaassen in einer Aushöhlung der Muskelschicht ruhen; und von diesem Punkte ab nehmen die Muskelbündel den ganzen Raum ein, der in Fig. 4 noch von Drüsen occupirt war (s. Fig. 4, t a).

Diese Muskelbündel kommen auf jeder Seite von dem medianen Bindegewebswulst des Schildknorpels und von dem angrenzenden Theil der Seitenplatten desselben (Henle Eingeweidelehre 2. Auflage, pg. 259); sie repräsentiren dessen M. thyreo-arytaenoidens externus und internus. An der Insertion haben wir noch die Fasern des M. crico-arytaenoideus lateralis bei ihnen zu suchen.

Ein Blick genügt um zu sehen, dass eine Scheidung dieser Muskelfasern in zwei selbständige Muskeln durch nichts gerechtfertigt ist. Ebensogut lassen sich vier Muskeln daraus machen, da von einer Bindegewebsschicht, die einzelne Fasercomplexe von einander trennt, also von einem Perimysium, nichts vorhanden ist. Und doch lässt ein Querschnitt die Verhältnisse besser in ihrem natürlichen Zusammenhange, als eine andere Präparationsweise. Soll man da nicht zu der Annahme gedrängt werden, der M. thyreo-arytaenoideus internus sei ein Kunstproduct? (s. Fig. 5.)

Die Autoren geben zu, dass eine Scheidung der Muskeln, die in ihrer Gesammtheit den Sphincter laryngis darstellen, in den meisten Fällen nicht deutlich ausgeprägt ist. »Die einzelnen Muskeln« sollen »einander Fasern zusenden, ja geflechtartig einander durchdringen« (Henle). Weshalb hält man trotzdem an einer Scheidung fest? Heisst dies doch nichts anderes, als das Häufigere als Abnormität, das ziemlich Seltene als Regel hinstellen.

Es ist von durchaus keinem practischen Werthe, die Anzahl der Kehlkopfmuskeln um einen zu vermehren; man benennt einen Theil eines grösseren Muskels mit besonderem Namen, ohne dass

man an eine isolirte Funktion dieses in doppeltem Sinne willkürlichen Muskels denken darf. Wir gebrauchen nicht den präparirten Kehlkopf zum Sprechen oder Singen; und solange der natürliche Zusammenhang erhalten ist, muss der Contraction eines der Bündel, die zwischen Schildknorpel und Cart. arytaen. ausgespannt sind, die ganze Fasermasse sich anschliessen. Verf. würde, da die Anzahl der Kehlköpfe, denen die Gerlach'schen Schnitte entnommen sind, zu gering ist, als dass man allgemeine Schlüsse über streitige Punkte daraus ziehen dürfte, es vorziehen, bei einem M. thyreo-arytaenoideus es bewenden zu lassen. Den M. crico-arytaenoideus lateralis müsste man als zweiten Kopf dieses Muskels auffassen, wie aus dem Zusammenhange der Fasern an der Insertion hervorgeht. Ob man nun statt der zwei langathmigen Namen den einen M. thyreo-crico-arytaenoideus wählt, oder ob man den M. crico-arytaenoideus lateralis getrennt aufführt, ist eine Frage, an deren Entscheidung die Convenienz mehr Antheil hat, als die anatomische Thatsache. Zwischen der Spitze und der Basis des Giessbeckenknorpels geht das Lumen des Kehlkopfs aus der Rautenform in die Figur einer Lanzenspitze über. Es wird also fortwährend enger; auch der sagittale Durchmesser nimmt ab. Die Schleimhaut ist dünn; ausser den schon erwähnten seitlichen Drüsenmassen finden sich Drüsen erst dicht über der Glottis vera in ihrem hinteren, intercartilaginösen Abschnitte. Die Hauptmasse derselben steht in der hinteren Commissur der Schleimhaut; weniger Drüsen stehen in der vorderen, dem medianen Bindegewebswulst des Schildknorpels nächsten Partie (s. Fig. 5).

Die hintere Drüsengruppe begrenzt auf beiden Seiten die mediale Wand der Kapsel der Articulatio crico-arytaenoidea. Dieses Gelenk liegt etwas tiefer als die Wurzel des Cornu inferius vom Schildknorpel; besonders auffällig ist die Stärke der medialen Kapselwand (Fig. 5. 2). Die straffen, parallelen Bindegewebszüge derselben entspringen von der Mitte der Vorderfläche des Ringknorpels; nur die Medianebene bleibt frei davon. Sie inseriren sich an die hintere und die mediale Fläche des Processus vocalis, in dessen Perichondrium die letztern sich verlieren.

Durch ihre Stärke und Anordnung sind die Züge in den Stand gesetzt eine Rotation des Knorpels um die verticale Axe lateralwärts kräftig zu hemmen, sie erlauben nicht, dass die Spitzen der Processus vocales erheblich divergiren, und setzen so der Bewegung Schranken

welche der M. crico-arytaenoideus posticus ertheilt. Ihre relative Festigkeit bedingt das Maximum der Erweiterung der Glottis. Vom Ostium pharyngeum laryngis bis zur Glottis, oder, mit andern Worten, von der Basis der Cart. epiglottica bis zur articulatio crico-arytaenoidea, also zum oberen Rande des Ringknorpels, nimmt die Wand des Kehlkopfs an Mächtigkeit stätig zu; die Zunahme geschieht auf Kosten der Weite des Lumen.

Die Schleimhaut, anfangs locker, verdichtet sich immer mehr; die Drüsenschichten der oberen Region machen nach unten hin dem resistenteren Muskelgewebe Platz; die knorplige Stütze der Wand wird um so vollständiger, je mehr wir uns der Glottis nähern.

Der schwächste Theil des Kehlkopfs, die hintere Wand, welche ihm in der Mittellinie soweit fehlte, als dem Pharynx die vordere, tritt gleich von Anfang an in ziemlicher Stärke auf (Fig. 3). Nicht die Dicke wohl aber die Festigkeit nimmt bald zu; an Stelle des Bindegewebes treten Knorpel und Muskelfasern.

Die Veränderung, welche der Pharynx erfährt, soweit er hinter den Giessbeckenknorpeln nach abwärts verläuft, sind nicht beträchtlich, aber gross genug, um bei einem Blick auf Fig. 4 und 5 sofort in die Augen zu fallen. Sie betreffen die Seitenwand. Diese verschwindet; an der Stelle, wo sie am Schildknorpel angewachsen war, gehen unter spitzem Winkel vordere und hintere Wand in einander über. Der Abstand der Schleimhautoberfläche vom Schildknorpel ist dabei nicht grösser, die Breite des Pharynx also nicht kleiner geworden; auch die mediane Drüsenschichte zwischen M. arytaenoideus und Schleimhaut hat sich erhalten, wenn auch ihre Mächtigkeit reducirt worden ist.

Ostium tracheale Laryngis.

Unterhalb der Articulatio crico-arytaenoidea beginnen die Verhältnisse des Kehlkopfs wieder eine einfachere Gestalt anzunehmen. Die Vereinfachung wird wesentlich durch die Veränderung der hinteren Wand hevorgebracht; eine solide Knorpelwand ersetzt die Cartt. arytaen. und ihren complicirten Muskelapparat. Der Kehlkopf strebt derjenigen Form zu, die bei möglichst geringem Querschnitt möglichst viel Luft zu fassen vermag; das ist der Kreis. Herrscht nun schon in dieser Annäherung des Lumens an die Kreisform eine Uebereinstimmung mit dem Ostium pharyngeum laryngis (s. Fig. 1),

so wird dieselbe noch mehr hervorgehoben durch die Art der Vertheilung der Drüsen und durch das Zurücktreten des Muskelgewebes; dieses kommt im Innern des Kehlkopfs unterhalb der Glottis in ebenso untergeordnetem Maasse und nur eine kleine Strecke weit vor, als im Rande der Plicae ary-epiglotticae.

Der Uebergang des Lumens in die Kreisform erfolgt ganz allmählig. Dicht unterhalb des Gelenks (Fig. 6) ist sein sagittaler Durchmesser verkürzt, der transversale etwas vergrössert; die Längsfalten der hinteren Spitze sind verstrichen, vorn sind noch Andeutungen davon erhalten.

Die Schleimhaut umfasst wie ein dünner Saum das Lumen; zwischen ihr und dem Knorpel, der von hier ab sie stützen soll, zieht ein die Dicke der Schleimhaut um das 3 bis 4fache übertreffender Drüsenring, der hinten, wo er am mächtigsten ist, bis zum Perichondrium, seitlich bis auf Bindegewebsfasern reicht, die der medialen Wand der Kapsel der Articulatio crico-arytaenoidea angehören (Fig. 6, 3).

Wie in den beiden oberen Bezirken des Kehlkopfs, verlaufen auch hier die Gefässe nahe am Knorpel; nur sind sie, wo der Ringknorpel sich in den Schildknorpel einschiebt, ersterem gefolgt und ziehen in einer frontalen Ebene nach abwärts, die etwas vor dem Cornu inferius durch den Schildknorpel gelegt ist. Von Zeit zu Zeit senden sie horizontale Aeste aus.

Schliesslich theilen sich die stärkeren Gefässe büschelförmig; die so entstehenden Aeste behalten den verticalen Verlauf bei, und nehmen einen ziemlich gleichen Abstand von einander ein. Auf einem tiefer gelegten Querschnitte sieht man das Lumen von einer Anzahl von Gefässquerschnitten umgeben (Fig. 7).

Bei dem Absteigen nach unten ändert die Schleimhaut ihre Mächtigkeit; das Bindegewebe nimmt zu auf Kosten der Drüsensubstanz, was indess nicht hindert, dass das Lumen nach wie vor von einem Kranz von Drüsen umgeben ist. Die Zahl der kleineren Gefässe nimmt in der Richtung von der Glottis zur Trachea zu, eben so die Mächtigkeit der Schleimhaut; die Drüsen nehmen an Zahl in eben dem Maasse ab. Die Falten der Schleimhaut erfahren dabei eine Vermehrung.

Der Uebergang des Kehlkopfs in die Trachea erfolgt am unteren Rande des Ringknorpels; er ist aber ein ziemlich allmählicher und in Bezug auf Mächtigkeit der Schleimhaut, Drüsenreichthum und

Gefässanordnung verhält sich das Anfangsstück der Trachea genau wie das Endstück des Larynx.

Unterhalb der articulatio crico-aritaenoidea ändert sich der Pharynx rasch und wird zum Oesophagus. Es geschieht dies durch vermehrte Längsfaltenbildung seiner vorderen und hinteren Wand; dadurch werden die lateralen Spitzen immer näher an die Mittellinien herausgezogen, zugleich beginnt das Lumen so die characteristische Sternform anzunehmen (Fig. 6 ph).

Dem Ringknorpel steht dabei das Lumen näher als dem Giessbeckenknorpel; trotzdem entfernt sich, da der intercartilaginöse Abschnitt des Kehlkopflumens ganz verschwindet, der Pharynx im Herabsteigen vom Kehlkopf immer mehr (Fig. 3 bis 7).

Von dem M. crico-arytaenoideus posticus, der auf der hinteren Fläche des Ringknorpels aufliegt, ist die vordere Wand des Pharynx durch lockeres Bindegewebe, das in der Mittellinie einige Drüsen enthält, geschieden; seine Breite reicht, unterhalb der Articulatio crico-arytaenoidea, bis zur Mitte des Muskels (Fig. 6).

Dicht über der Articulatio crico-thyreoidea erreicht das Lumen des Pharynx nur noch die Gränze zwischen medialem und zweitem Drittel des M. crico-arytaenoideus posticus (Fig. 7). Der Uebergang in den Oesophagus findet erst unterhalb der Articulatio crico-thyreoidea statt; erst da bildet sich vollständig die Sternform des Oesophagus, während oberhalb die Spalte noch immer halbmondförmig, mit der Concavität nach vorn gerichtet, ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX und XXX.

Die Zeichnungen verdanke ich meinem lieben Freunde, Herrn Dr. med. Heinrich Eidam. Dieselben wurden mit Hülfe des Scioscopon, welches Herr Prof. Gerlach in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte, angefertigt, und ist es, soweit mir bekannt, das erste Mal, dass dieser Apparat zur Herstellung mikroskopischer Abbildungen benutzt wurde. Das Princip desselben ist folgendes: Die Strahlen einer Lichtquelle, — etwa einer Petroleumlampe werden durch ein Linsensystem gesammelt und auf das vertical gehaltene Präparat gerichtet; nach ihrem Durchtritt durch dasselbe concentrirt sie ein zweites Linsensystem — am besten ein zum Photographiren dienendes Objectiv — auf einen Schirm, auf welchem im dunkeln Zimmer ein

vergrössertes umgekehrtes Bild des Präparats entsteht. Vergrösserung und Lichtstärke stehen in umgekehrtem Verhältniss zu einander, beide kann man durch nähere oder weitere Aufstellung des Schirms beliebig reguliren.

Als Licht- resp. Bild auffangenden Schirm benutzten wir das Zeichenpapier, und trugen die Conturen des entworfenen Bildes direkt auf; das Detail wurde später am Mikroskop ausgeführt. Die Herstellung einer derartigen, zwar unausgeführten, aber durchaus naturgetreuen Abbildung nimmt geringe Zeit in Anspruch; die Ausführung ist insofern erleichtert, als man genau weiss, wo das Einzelne eingefügt werden muss. Die Umrisse von Präparaten, die so gross sind, dass man sie auch bei Lupenvergrösserung nicht auf einmal übersehen kann, erhält man durch diese Methode absolut richtig; da dieselbe das Zeichnen sehr erleichtert, und stets die Probe auf Richtigkeit des Bildes erlaubt — man hat in dem Falle die Zeichnung als auffangenden Schirm zu benutzen, die Umrisse und das Detail des Bildes müssen dann die entsprechenden Theile der Zeichnung decken, — so möchte ich hier kurz auf dieselbe hinweisen, so nahe liegend an und für sich die Methode auch ist.

Fig. 1. Horizontalschnitt des Kehlkopfs durch den obern Rand des Schildknorpels.
1 Seitenplatte des Schildknorpels,
2 Oberes Horn desselben,
3 Perichondrium,
e Epithelium,
v Ventriculus laryngis,
a Uebergangsstelle der Schleimhaut in den Pharynx,
sp Sinus pyriformis,
dd acinöse Drüsen; die Ausführungsgänge sind zum Theil sichtbar,
g Gefässe,
f Längsfalten der Schleimhaut,
tae Bündel vom Muscul. thyreo-aryepiglotticus,
b Bindegewebe,
gl Drüsen im ligam. thyreo-epiglotticum.

Fig. 2. Horizontalschnitt des Kehlkopfs durch die untere Hälfte der Plica ary-epiglottica.
r Wurzel des Cornu superius des Schildknorpels,
ge Genu (tuberculum) desselben,
d Drüsen,
te Querschnitt des Ligament. thyreo-epiglotticum,
c Cartilago cuneiformis,
tae Bündel vom M. thyreo-ary-epiglotticus,
p Uebergangsstelle der Wand des Pharynx,
gl Drüsen in der Wand des ventriculus laryngis.

Fig. 3. Horizontalschnitt des Kehlkopfs durch die Spitze der Cart. arytaenoidea.
ph Pharynx,

a vordere Spitze seiner Seitenwand,
b hintere " " "
ma Musc. arytaenoideus,
ca Giessbeckenknorpel,
lp Musc. laryngo-pharyngeus,
vdtae wie in Fig. 1 u. 2.

Fig. 4. Horizontalschnitt der Glottis spuria,
1 Bindegewebe,
ca Giessbeckenknorpel,
ma; tae M. arytaenoideus resp. thyreo-ary-epiglotticus,

Fig. 5. Horizontalschnitt der Glottis vera.
1 Höhle der Articulatio crico-arytaenoidea,
2 mediale Wand der Gelenkkapsel,
3 Stimmband,
ta M. thyreo-arytaenoideus,
cap M. crico-arytaenoideus posticus,
cr Ringknorpel.

Fig. 6. Horizontalschnitt des Kehlkopfs unterhalb der articulatio crico-arytaenoidea.
1 unterer Rand des Schildknorpels,
2 Wurzel des cornu inferius,
3 Bindegewebe, der Gelenkkapsel angehörend,
cal M. crico-arytaenoideus lateralis,
cap M. crico-arytaenoideus posticus,
g Gefässe im Längsschnitt,
mct Ligament. crico-thyreoideum,
gt Schilddrüse,
ph Pharynx,

Fig. 7. Horizontalschnitt des Kehlkopfs dicht oberhalb der articulatio crico-thyreoidea.
1 cornu inferius des Schildknorpels,
ct M. crico-thyreoideus,
cap M. crico-arytaenoideus posticus,
g Gefässe im Querschnitt,
g_1 leeres Gefäss (Art. crico-thyreoidea),
gt, ph Schilddrüse und Pharynx.

Was in jeder Figur auf dieselbe Weise gezeichnet ist, wie Drüsen, Knorpel, Bindegewebe, Epithelium etc. ist nur in Fig. 1 erklärt; die generalen Bezeichnungen derselben gelten für alle Abbildungen.

Ueber den Bau der Najadenkieme.

Ein Beitrag zur vergleichenden Histiologie und Morphologie der Lamellibranchiaten

von

Carl Posner.

(Hierzu Tafel XXXI u. XXXII.)

Wie sehr sich auch in neuester Zeit die Erkenntniss Bahn gebrochen hat, dass ein wahrer Fortschritt in der Zoologie namentlich der niederen wirbellosen Thiere nur mit Hülfe genauester Forschungen über die Gewebelehre derselben zu erzielen sei, — wie hoch man andererseits den Werth derartiger Untersuchungen für die Histiologie im Allgemeinen anschlagen lernte, so giebt es, Dank der überaus grossen Fülle von Material doch noch immer eine bedeutende Anzahl solcher Fälle, in denen man sich bisher mit den Ergebnissen früherer Jahrzehnte, welchen die heutige Methode noch fremd war, begnügen musste, und die noch vergeblich einer Controluntersuchung mit den Mitteln der modernen Forschung harrten. Diese Fälle betreffen zum Theil Fragen von fundamentaler Bedeutung für unsre allgemein morphologischen sowohl, als auch für rein histiologische Kenntnisse; und hierher gehört im Typus der Weichthiere, der an derartigen Lücken noch besonders reich ist, unter Anderm auch eine eingehende Untersuchung über die Athmungsorgane, von denen die Histiologie noch so gut wie gar nicht, die Morphologie nur sehr oberflächlich bekannt ist.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend begann ich im Sommer 1873 auf dem anatomischen Laboratorium zu Bonn eine Reihe von

Untersuchungen, in denen ich mich zunächst nur mit den Kiemen unsrer Süsswassermuscheln beschäftigte. Nach dem unerwartet plötzlichen Tode meines hochverehrten, unvergesslichen Lehrers, Prof. Max Schultze, der mich bis dahin in anregendster Weise unterstützt und gefördert hatte, setzte ich sie zunächst unter Hülfe des damaligen Assistenten an der Bonner Anatomie, Hrn. Dr. R. Hertwig fort, um sie endlich in Leipzig unter der freundlichen Anleitung des Hrn. Prof. Dr. Leuckart zum vorläufigen Abschluss zu bringen; — es ist mir eine angenehme Pflicht, ihnen Allen an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Meine Untersuchungen umfassen, wie schon angedeutet, in erster Linie die gewöhnlichen Süsswassermuscheln, Anodonta und Unio, denen ich besondere Sorgfalt widmete, einmal, weil des zahlreichen, überall mit Leichtigkeit zu erlangenden Materials wegen über keine andere Sippe so viele und eingehende Angaben vorliegen, dann aber, weil ich hier ein Prototyp der übrigen Lamellibranchiatenkiemen vor mir zu haben glaubte, und also hoffen durfte, das hier gefundene mit unwesentlichen Modificationen auch auf andere übertragen zu können, — eine Hoffnung, die sich im Verlauf meiner Arbeit durchaus bestätigte. Aus diesen Gründen und weil mir von den marinen Formen meist nur Spiritusexemplare zu Gebote standen, habe ich bis jetzt nur die Morphologie und Histiologie der Najadenkiemen vollständig bearbeiten können; und so sind denn die vorliegenden Untersuchungen in erster Reihe dazu bestimmt, die Struktur dieser Organe, die seit den 50er Jahren keinen Bearbeiter gefunden, klar zu stellen, während ich mir eine weitere Ausführung der vergleichend anatomisch gefundenen Resultate, die ich hier nur auf kürzere Andeutungen beschränke, für die Zukunft vorbehalten muss.

I. Die Kiemen von Anodonta und Unio.

Was zunächst die makroskopischen Verhältnisse der Najadenkiemen anbelangt, so sind dieselben durch eine grosse Zahl der ausführlichsten Beschreibungen schon seit geraumer Zeit hinlänglich aufgeklärt. Der Erste, der eine eingehende Untersuchung darüber publicirte, war Bojanus [1], welcher zuerst die Eigenthümlichkeiten des Blutkreislaufs der Anodonta erkannte; er wies nach, dass sich das Körpervenenblut in einen Sinus sammle, von da einen noch-

1) Sendschreiben an Hrn. Chevalier G. de Cuvier, Isis 1819.

maligen, wundernetzartigen Kreislauf durch das von ihm entdeckte[1]), später sogenannte Bojanus'sche Organ zurücklege und sich erst dann in die Kiemenarterien ergiesse. Indem er hierdurch die Ansicht Cuvier's, der einen einfachen Kreislauf des Körpervenenbluts direkt durch die Kiemen prätendirte, widerlegte, und ferner gestützt auf die Thatsache, dass die äusseren Kiemen der Eiaufnahme dienen, hielt sich Bojanus für berechtigt, nun gleich, in einseitiger Ueberschätzung seiner Resultate das von ihm entdeckte Organ für eine Lunge zu erklären, den Kiemen aber jede respiratorische Funktion abzusprechen. Die gänzliche Unhaltbarkeit dieser Ansicht trat aber bald zu Tage; schon 1828 erklärte Prof. v. d. Hoeven[2]) aus theoretischen Gründen mit Sicherheit die Kiemen wieder für wirkliche Athmungsorgane und dem schlossen sich alle späteren Beobachter unbedingt an, indem sie das Bojanus'sche Organ bald, wie Blainville für Milz oder Generationsorgan, oder wie Treviranus für eine Schwimmblase, oder wie v. d. Hoeven für ein venöses Herz, oder gar, wie Neuwyler für Hoden, bald, wie es jetzt meistentheils geschieht, nach dem Vorkommen von Guanin und Harnsäure für Nieren ansprachen.

Der nächste Autor, der den Kiemen eine besondre Rücksichtnahme zu Theil werden liess, ist v. Rengarten[3]), welcher durch Injektionen die Bojanus'schen Angaben über den Kreislauf bestätigte und sogar schon einige Angaben über die mikroskopische Struktur hinzufügte. Dann folgte Langer[4]), der durch vortreffliche

1) Diess Organ kannte übrigens, wenn auch nur ungenau, schon Swammerdamm (Biblia Naturae, 1737), der es für kalkbereitend hielt, eine Ansicht, der sich mit einigen Modificationen später v. Rengarten und v. Hessling anschlossen; bei Letzterem eine sehr vollständige Angabe der darüber vorliegenden Literatur.

2) Meckel's Arch. f. An. u. Phys. 1828. v. d. Hoeven führte aus, dass im Falle das Bojanus'sche Organ wirklich eine Lunge, mithin das aus ihm kommende Blut arteriell sei, es doch bei dem neuen (Kiemen) Kreislauf venös werden müsse, und also venös ins Herz und von da aus in den Körper komme, — ein unerhörtes Vorkommniss; daraus schloss er, dass erst den Kiemen ein respiratorischer Kreislauf zukäme.

3) De Anodontae vasorum systemate. Diss. in. Dorpat, 1853.

4) Denkschriften d. Wiener Academie d. Wissensch. math. nat. Cl. VIII u. XII, 1855 u. 56; ein sehr guter Auszug bei Bronn, Classen und Ordnungen des Thierreichs, III. 1. S. 380.

Injektionen alle makroskopischen Verhältnisse vollständig klar stellte und endlich v. Hessling [1]), welcher sich in Bezug auf Unio in allen Punkten seinem Vorgänger anschloss. Beide gaben auch ausführliche Schilderungen der mikroskopischen Verhältnisse des respiratorischen Kreislaufs, von denen ich aber für jetzt absehen muss.

Gestützt auf diese zahlreichen und vorzüglichen Vorarbeiten, kann ich mich hier wohl damit begnügen, eine kurze Skizze der gröberen Anatomie der Najadenkiemen zu geben, indem ich für alle specielleren Angaben auf die citirten Autoren verweise.

Die Najaden besitzen jederseits zwischen Fuss und Mantel zwei Paar Kiemen, die den allgemeinen Typus der Lamellibranchiaten in exquisitester Form zum Ausdrucke bringend, vollständig blattartig ausgebreitet sind. Das äussere, dem Mantel anliegende Paar wird meist von dem inneren in seiner Grösse etwas übertroffen, doch finden hier theils individuelle, theils in der Natur der Species liegende Schwankungen statt. Jedes Kiemenblatt [2]) besteht aus zwei Lamellen, die, am freien Rande mit einander verwachsen, am Insertionsrand auseinander weichen und dadurch einen »Kiemengang« bilden; und zwar sind von den 4 Lamellen jederseits die äussersten mit dem Mantel, die beiden mittleren (also die innere des äusseren und die äussere des inneren Blattes) mit einander zur Kiemenscheidewand verwachsen, während die innerste Lamelle am Fuss frei endigt. In der Cloake communiciren alle vier Kiemengänge [3]) und ist diess Verhalten für die Vorgänge bei der Befruchtung von grösster Wichtigkeit; bekanntlich treten die Eier aus der ziemlich weit vorn gelegenen Geschlechtsöffnung in den inneren Kiemengang, und gehen nun (auf dem v. Baer'schen Wege) von der Flimmerströmung getragen, diesen entlang, bis zur Cloake, wo sie dann umkehren und, entgegen der Flimmerrichtung, wohl durch »wehenartige Contraktionen« den äusseren Kiemengang hinauf und in die Fächer der äusseren Kieme befördert werden [4]).

---

1) Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

2) Ich bezeichne (mit Bronn und gegen v. Hessling) die ganze Kieme als »Blatt« und lasse also jedes Blatt in zwei »Lamellen« zerfallen.

3) Das Nähere über das ziemlich complicirte Verhalten der Kiemengänge etc. siehe in der besonders lichtvollen Darstellung bei v. Hessling, a. a. O. S. 226.

4) Wenigstens ist diess Verhalten durch die neuesten Untersuchungen

Die beiden Lamellen je eines Blattes sind nun in der queren Richtung von Strecke zu Strecke durch Septa mit einander verwachsen, welche nach oben zu mit concavem Rand frei endigen, und zwischen sich die Kiemenfächer frei lassen. Jedes dieser Kiemenfächer dient hauptsächlich respiratorischen Zwecken, — das Wasser strömt durch feine Ausmündungen am freien Kiemenrande hinein, um durch die Kiemengänge wieder auszutreten; ausserdem finden sehr häufige Communicationen mit dem umgebenden Wasser statt, vermittelst feiner Canäle, welche vom Kiemenfach aus aufsteigend die Lamelle in ihrer Dicke durchsetzen, mit blossem Auge aber nicht wahrnehmbar sind und daher bei früheren Autoren nicht die genügende Berücksichtigung gefunden haben; über ihren Verlauf etc. wird bei Gelegenheit der mikroskopischen Strukturverhältnisse gehandelt werden.

Parallel den Kiemengängen verlaufen am Insertionsrand die grossen Kiemengefässe, deren Verhalten, wie schon bemerkt, zuerst von Bojanus einigermassen richtig erkannt wurde. Er wies zunächst nach, dass die Arterien aus dem Bojanus'schen Organ stammen, die Venen aber direct in die Vorhöfe führen; ferner berichtigte er die Angabe Cuvier's, dass für jedes Kiemenblatt eine Arterie und eine Vene vorhanden sei, dahin, dass es nur zwei Arterien und vier resp. drei Venen gebe, — zwei Arterien, je eine an den Kiemenscheidewänden verlaufend, während je eine Vene an der äussersten und innersten Lamelle jeder Seite sich befinde; da aber, wo am hintern Ende des Thieres die inneren Kiemen verwachsen sind, fliessen auch die beiden innern Venen in eine zusammen, und wir haben also hier deren nur drei. So glaubte also Bojanus, dass in jedem Blatt je eine Lamelle arteriell, die andere venös sei, eine Ansicht, die auch noch v. Rengarten theilte. Beide übersahen, dass eine Vene auch an der Kiemenscheidewand verläuft und dass jede Lamelle innen von einem arteriellen Ast gespeist wird, während die oberflächlichen Gefässe in die Venen führen, dass mithin jede Lamelle innen arteriell, aussen venös sei, — ein Verhältniss, welches zunächst Keber feststellte und Langer und v. Hessling bestätigten. — Ueber den weiteren Verlauf der Gefässe wäre noch

(vgl. besonders Flemming, Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuscheln, dieses Archiv Bd. 10. S. 267 ff.) wohl mehr als wahrscheinlich geworden. Vgl. übrigens S. 545.

zu bemerken, dass die erste Verzweigung von dem Längsstamm aus, den Septen folgend nach Art der Zähne eines Kammes zu Stande kommt und dass sich die Venen in gleicher Weise zu den Längsstämmen hin sammeln; für alle specielleren Details der makroskopischen Verhältnisse verweise ich auf die Angaben Langer's und Hessling's, denen ich in allen Punkten vollständig beitrete.

Während so über alle Fragen, welche sich bloss mit hinreichender Injektionstechnik und mit Hilfe der Loupe entscheiden lassen, die wünschenswerthe Uebereinstimmung erzielt ist, finden wir in Bezug auf die nur durch das Mikroskop zu ermittelnden Eigenthümlichkeiten des Blutkreislaufs die bedeutendsten Meinungsverschiedenheiten der Autoren. Bekanntlich hat sich gerade an die Najadenkiemen in hervorragender Weise der Streit geknüpft, ob man bei den Lamellibranchiaten, somit also überhaupt bei Mollusken, von einem vollkommen geschlossenen und gegen das Körperparenchym abgegrenzten Blutgefässsystem reden dürfe, oder ob es sich auch hier nur um lakunäre Räume handele; — Langer und nach ihm v. Hessling sprachen sich bekanntlich gerade auf Grund der sorgfältigsten Kiemeninjektionen für erstere Annahme aus. Auch in früherer Zeit war die Annahme eines echten, geschlossenen Gefässsystems bei den Mollusken die herrschende. Cuvier sagt über Aplysia: Das Blutgefässsystem sei bei diesen Thieren ein vollständig geschlossenes und nirgends ströme das Blut in lakunären Räumen, und in gleichem Sinne erklärten sich z. B. auch Meckel und Blainville. Der Erste, der gegen diese Auffassung opponirte, war Milne-Edwards in seinen Observations sur les Ascidies composées, und ihm schlossen sich bald fast alle Forscher von Bedeutung an, z. B. Quatrefages, Valenciennes, van Beneden, delle Chiaje, v. Siebold und Leydig; alle liessen das Blut sich direkt aus den Arterien in Lakunen, also wandungslose Lücken des Körperparenchyms, ergiessen und von da entweder in grössere Venen oder, ganz ohne solche, durch Sinus ins Herz fliessen. Hielten auch noch manche Forscher (z. B. Keber) an der alten Cuvier'schen Ansicht fest, so finden wir doch schon in der ersten Abhandlung, welche das Gefässsystem unserer Anodonta im Zusammenhange bespricht, in v. Rengarten's tüchtiger Arbeit: de Anodontae vasorum systemate auf Grund sorgfältiger Injektionen die Ansicht vom Vorhandensein lakunärer Räume aufs Entschiedenste vertreten; leider ist es diesem Autor nicht gelungen, die Kiemen vollkommen zu inji-

ciren und sind also seine Angaben über diesen Punkt ziemlich verworren und unzureichend.

Gegenüber allen diesen Resultaten trat nun im Jahre 1855 Langer in seiner bereits mehrfach citirten Arbeit »über das Gefässsystem der Teichmuschel« mit der Behauptung hervor, die Anodonta besitze ein allseitig vollkommen geschlossenes Gefässsystem und zeigten besonders die Kiemen die schönsten Capillaren. Was die Angaben über die vermeintlichen Capillarnetze (Schwellnetze) im Darm, Fuss und Mantel betrifft, so verweise ich auf Flemming's Arbeit »Ueber Bindesubstanz und Gefässwandungen bei Mollusken« [1], in welcher derselbe schlagend nachwies, dass hier das Blut in den zwischen Fettzellen, Muskelfasern u. s. w. gelagerten Bindegewebsbalken selbst fliesst, dass also von Capillaren im eigentlichen Sinne des Wortes keine Rede sein kann. Die Langer'sche Entdeckung des respiratorischen Capillarsystems der Kiemen aber ist bis jetzt höchstens angezweifelt [2], nie aber widerlegt worden; im Gegentheil, Bronn gedenkt ihrer mit der höchsten Anerkennung und v. Hessling hat sogar für Unio sich in allen Punkten der Darstellung Langer's vollkommen angeschlossen.

Langer's Angaben über die feineren Gefässe der Kiemen sind folgende: aus der Kiemenarterie zweigen sich, wie wir wissen, kammartig von Strecke zu Strecke parallele Aeste ab, um in die Lamellen zu treten. Jeder dieser Aeste giebt rechtwinklig Zweige ab, und diese secundären Zweige vollenden durch rechtwinklige Anastomosen ein arterielles Netz. Diesem soll ein vollkommen gleich gebautes ganz congruentes venöses Netz aufliegen; diess ist aber nicht einfach, sondern es schliesst sich noch ein oberflächlich verlaufendes, venöses System an; auf der Oberfläche jeder Lamelle findet sich nämlich eine schon mit blossem Auge wahrnehmbare Streifung, die vom Insertionsrand zum freien Rande hinzieht, und von zahlreichen, parallelen, wulstartigen Erhebungen der Kiemenoberfläche herrührt, — ich bezeichne sie als Kiemenleisten [3]. Jede

---

1) Habilitationsschrift; Rostock 1871.

2) So von Gegenbaur, Grundzüge d. vgl. Anatomie, 2. Aufl. S. 540 u. 552.

3) Die Kiemenstäbchen oder -Röhren der Autoren; beide Bezeichnungen sind, wie mir scheint, da sie leicht zu Verwechslungen Anlass geben können, unglücklich gewählt.

dieser Leisten, von denen später noch ausführlich die Rede sein wird, erweist sich bei näherer Betrachtung unter dem Mikroskop als zusammengesetzt aus einem Paar in eigenthümliches Bindegewebe eingebetteter chitiniger Stäbchen, welche das innere Skelett der Kieme darstellen; und in diesem Bindegewebe verläuft nach Langer, ebenfalls am freien Rand zum Insertionsrand hin, ein venöses Blutgefäss, der sog. Stäbchencanal [1]). Diese äusseren venösen Gefässe sollen häufig mit dem darunterliegenden venösen Netz communiciren und am freien Rand in bogenförmiger Schlinge, ebenso wie auch die andern Gefässe, in die entsprechenden der andern Lamelle übergehen. — Langer, und mit ihm v. Hessling nehmen also in jeder Lamelle ein inneres arterielles und zwei äussere venöse, vielfach communicirende Capillarsysteme an; und v. Hessling kommt am Schluss seiner Darstellung zu dem die Sache wohl auf die Spitze treibenden Ausspruch [2]): »Die Kiemen bilden ein Gerüste von vollständig nach aussen abgeschlossenen und vielfach unter einander communicirenden Röhren, welchen, mit Ausnahme eines Epithelialbelegs, jedes andere Gewebe abgeht, um dieselben mit einander zu eigentlichen Membranen zu verbinden«.

Handelt es sich nun darum, die Angaben dieser Autoren einer Controluntersuchung zu unterwerfen, so werden wir selbstverständlich zunächst von Injectionen ganz und gar absehen müssen; die sämmtlichen Irrthümer Langer's und v. Hessling's sind ja eben daher zu erklären, dass sie sich lediglich auf Injektionsresultate, wie sie sie mit dem präparirenden Skalpell oder allenfalls mit der Loupe darstellen konnten, verliessen und die Untersuchung frischer oder conservirter Kiemen mit dem Mikroskop allzusehr vernachlässigten. Freilich mangelte ihnen auch dasjenige Reagens, welches allein eine fruchtbringende Durchforschung solcher Objekte gestattet, die Osmiumsäure, deren Vorzüge ganz unschätzbar sind; und ferner bedienten sie sich nie einer Methode, welche völlig neues Licht auf die fraglichen Verhältnisse zu werfen im Stande ist, der Methode des Querschnitts; und das beste Erhärtungsmittel für Anfertigung solcher, senkrecht zur Richtung der Kiemenleisten (mithin auch der

---

1) Langer ist übrigens im Irrthum, wenn er sich die erste Entdeckung des Stäbchencanals zuschreibt, v. Rengarten kannte ihn bereits.

2) a. a. O. S. 233.

grösseren Kiemenarterien) geführten Schnitte ist nun eben die Osmiumsäure [1]).

Fertigen wir nun in der angedeuteten Weise einen feinen Querschnitt, so muss man nach den Angaben Langer's und v. Hessling's erwarten, in jeder Lamelle die drei Etagen von Blutgefässsystemen deutlich zu erblicken (vgl. Fig. 1). In der That erkennt man auch sofort den Langer'schen Stäbchenkanal in den Querschnitten der Kiemenleisten, in der angegebenen Weise beiderseits von einem der Chitinstäbchen gestützt; — nach den Quer- oder Längsschnittbildern andrer Capillaren im Sinne Langer's sucht man aber vergebens. Das Querschnittsbild der Kieme, wie erwähnt sehr instruktiv für die Anatomie dieser Gebilde überhaupt, stellt sich vielmehr in folgender Weise dar: oben und unten wird der Schnitt begrenzt durch die wellenförmige Reihe der mit schönem Flimmerepithel bekrönten Kiemenleisten. Ferner erkennt man in der Mitte deutlich den Interlamellarraum, von Strecke zu Strecke durch den Querschnitt eines Septums in die sog. Kiemenfächer geschieden. Von diesen Kiemenfächern nun steigen die bereits früher erwähnten feinen Canäle nach oben und unten zur Oberfläche der Kieme, wo sie zwischen den Leisten ausmünden. Da sie offenbar von Bedeutung für den Eintritt des respiratorischen Wassers sind, so bezeichne ich sie in der Folge kurz als »Wassercanäle« [2]), sie stellen die Löcher des Siebes dar, mit dem man die Kiemen der Lamellibranchiaten zu vergleichen pflegt. Häufig kommt es auch vor, dass man diese Wassercanälchen nicht im Durchschnitt, sondern in einem mehr oder weniger schrägen Querschnitt erhält, — wie man sofort sieht

---

1) Den besten Concentrationsgrad dürfte eine etwa $^1/_2$—1proc. Lösung haben; bewahrt man in dieser ein Stück der Kieme, womöglich vor dem Einfluss des Lichtes geschützt, auf, so ist das Objekt nach c. 24 Stunden vortrefflich erhärtet, ohne doch zu dunkel geworden zu sein; übrigens variirt die günstige Anzahl Stunden nach Species und sogar nach Individuen, muss also immer ausprobirt werden. Das so lästige Nachdunkeln der Osmiumschnitte verhindert am besten der Einschluss in einem Gemisch von Kali aceticum und Glycerin.

2) Ich verwahre diese Wassercanäle ausdrücklich gegen den Gedanken, als seien sie etwa »Wassergefässen« im Sinne Leydig's und Delle Chiajes homolog; sie diesen gleichzustellen hiesse ungefähr dasselbe, als spräche man von den Verästelungen der Bronchi in der Lunge als von einem besonderen »Luftgefässsystem«.

verlaufen sie nichts weniger als regelmässig, sondern vielfach nach allen Richtungen hin gebogen; immer sind sie von einem Wimperepithel ausgekleidet, welches nach oben in das der Leisten, nach unten in das des Interlamellarraums übergeht.

Das eigentliche Kiemengewebe nun erstreckt sich zwischen den Leisten und den Kiemenfächern, indem es sich in die Septa unverändert fortsetzt. Bei Anodonta ist der Dickendurchmesser einer Lamelle stets dem der andern annähernd gleich, mag man äussere oder innere Kiemen betrachten, — bei Unio, und diess ist der Hauptunterschied beider Gattungen in der Kiemenbildung, gleicht stets eine Lamelle durchaus der von Anodonta, während die andere in ihrer Entwicklung auffallend zurückbleibt, — ihre Dicke beträgt ungefähr nur ein Drittel von der der andern; und zwar ist die schwächer entwickelte Lamelle jederseits die äussere der äusseren Kieme und die innere der inneren Kieme, während die mittlere, wie gesagt, der der Anodonta ungefähr gleich kommt [1]). Bis auf diesen einen Unterschied aber gelten alle folgenden Angaben in gleicher Weise für Unio wie für Anodonta (vgl. Fig. 11 u. 12).

Die Struktur dieses Gewebes zeigt sich bei gut erhaltenen Schnitten sehr klar, aber in hohem Grade überraschend; man sieht nämlich, statt der erwarteten geschlossenen Röhren, leiterartig angeordnete Bindegewebsbalken quer das Bild durchziehen, bald grösser, bald kleiner, bald auf längere Strecken frei verlaufend, bald anastomosirend, immer aber mit Freilassung erheblicher Lumina zwischen sich; — und eben diese Lumina, die wir schon hier mit Sicherheit als Gewebelücken zu erkennen vermögen, sind die »capillaren« Bluträume der Kieme [2])! An besonders glücklichen Schnitten erkennt

---

1) Wenigstens gilt diess für die mir einzig zu Gebote stehende Unio pictorum; v. Hessling erwähnt für Unio margaritifera nichts dergleichen.

2) Dass dieses Verhältniss zwischen Bindegewebe und Blutmasse hier übrigens keineswegs isolirt dasteht, mag aus einer brieflichen Mittheilung des Hrn. Prof. W. Flemming in Prag erhellen, der ich, mit dessen gütiger Erlaubniss, das Folgende entnehme: »Doch will ich Ihnen mittheilen, dass ich an einer Stelle des Mantels, nämlich an seinem Rand, stets bei vollständigen Injektionen ein Verhalten gefunden habe, das sich mit Ihren Befunden in der Kieme vielleicht in Analogie bringen lässt; es war hier in einem kleinen Bezirk stets die Masse anscheinend ganz diffus zwischen den Muskeln und Bindegewebszellen und -Strängen vertheilt, so dass sie von ihr völlig umflossen waren . . . . . Wir würden eben nur berücksichtigen müssen, dass

man jedoch ausser diesen lakunären Räumen im Gewebe oberhalb jeden Septums eine stark collabirte Arterie und darüber eine eben solche Vene; es sind diess die oben erwähnten »kammartigen« Zweige, an ihnen ist, wie ich hier anticipiren will, ein innerer Endothelbeleg darstellbar, sie sind also noch echte Blutgefässe; dass diess für die Capillaren nicht mehr gilt, erkennt man unmittelbar an der wechselnden, unbestimmten Gestalt und dem ganzen Habitus dieser Räume (vgl. Fig. 1, 3 u. 5).

Während nun im eigentlichen Lamellengewebe das Bild oft durch allzuzahlreiche, in Osmiumsäure dunkel erscheinende Blutkörperchen sowie durch eigenthümliche Concremente concentrisch geschichteten, sehr stark lichtbrechenden kohlensauren Kalks getrübt erscheint, liefern die Septen, namentlich wenn der Schnitt nahe der Basis geführt ist, vortreffliche Ansichten der fraglichen Verhältnisse. Die Kalkmassen fehlen hier, die Blutlücken sind geräumiger, die Blutkörperchen weniger zahlreich, — kurz, man findet alle Angaben über das Lamellengewebe hier in klarster Form bestätigt. Könnte nun noch irgend ein Zweifel bestehen, dass die Lückenräume wirklich das sog. Capillarsystem darstellen, wiewohl bei dem Mangel irgend eines anderen Platzes für das Blut und dem massenhaften Vorkommen von Blutkörperchen eigentlich jeder Zweifel schwinden muss, so sind Injektionen geeignet, auch das letzte Bedenken zu verscheuchen. Wenn man nämlich die Kiemen, nach Langer's Angaben, vom Venensinus aus injicirt, und zwar zunächst mit einer kaltflüssigen Masse, etwa löslichem Berliner Blau, das Object dann in Alc. abs. oder Kali bichr. erhärtet und feine Schnitte anfertigt, so erhält man stets Bilder, die mit den obigen

---

die Räume der Uebergangsgefässe in Mantel und Fuss, als schwellungsfähigen Organen relativ viel weiter sind als in der starren Kieme; und dass bei ihnen, die sich funktionell immer in starker und wechselnder Füllung befinden, von Ihren intravaskulären Bindegewebsbalken nichts mehr oder nur noch stellenweise etwas erhalten ist«. Ich hebe diess um so mehr hervor, als wie man sich überzeugen wird, die Resultate die Flemming in seiner citirten Schrift »über Bindesubstanz etc.« niedergelegt hat, in einigen Punkten von den meinigen abweichen. Bei ihm handelt es sich um intrafibrilläre, bei mir um interfibrilläre Blutbahnen; bei ihm sind demgemäss die Gewebstheile circumvasculär, bei mir intravasculär. Das Gemeinsame liegt aber im Nachweis der Identität von Blutbahn und Bindegewebslücke, wie er in dem Mitgetheilten hervorgehoben wird.

Angaben völlig im Einklang stehen. Ist die Masse sehr dunkel, so erscheint das ganze Gewebe vollkommen gleichmässig blau, nur die Epithelien und die Lumina der Wassercanäle heben sich davon ab, von den zarten Bindegewebsbalken aber ist ebenso wenig wie von den Blutkörperchen etwas zu sehen, — die sie umfliessende blaue Masse verdeckt sie vollständig. Ist die Injektionsmasse aber sehr hell gewählt, so kann man aller Orten den Verlauf der Gewebsbalken in ihr so klar und deutlich beobachten, wie diess überhaupt bei Spiritusexemplaren der Fall sein kann. — Das interessanteste Resultat aber erhält man, wenn man eine Injektion mit hellem, kaltflüssigen Berliner Blau bald nach dem Anfange unterbricht, zu einer Zeit also, wo sich erst der den Arterien nächste Bezirk erfüllt haben kann; man sieht dann auf dem Querschnitt die Septa und den zunächst anstossenden Theil der Lamellen blau injicirt, — die höheren Schichten leer; denn wiewohl die höheren Schichten mit den tieferen fortwährend communiciren und anatomisch gar keine Grenze zwischen ihnen zu ziehen ist, so gestaltet sich das Verhältniss für den Kreislauf doch so, dass das Blut sich zunächst möglichst in gleicher Ebene hält, und erst später die oberen Theile zu erfüllen beginnt. Damit ist also zugleich empirisch erwiesen, dass in der That die höheren Schichten jeder Lamelle venös, die tieferen arteriell sind. Ausserordentlich instruktiv sind nun Schnitte von so injicirten Kiemen, die man parallel ihrer Oberfläche geführt hat, und zwar in der Region, die eben noch von der Injektionsmasse erreicht worden ist. Man bekommt nämlich folgendes Bild (vgl. Taf. XXX, Fig. 2): zunächst erkennt man an dem ganz deutlichen Epithel die Lumina der Wassercanäle, welche man im Querschnitt getroffen hat; der Rest des Bildes ist das unvollkommen injicirte Lamellengewebe, in welchem man die Balken noch ziemlich klar erkennt, — ihre Anordnung bestätigt völlig das Bild, welches wir uns nach dem Querschnitt entwarfen. Was aber solche Schnitte besonders interessant und lehrreich macht, ist der Umstand, dass sie uns auch den Schlüssel zur Erklärung der Ansichten Langer's und von Hessling's liefern. Betrachtet man nämlich solche Stellen eines Flächenschnitts, die völlig mit Injektionsmasse erfüllt sind, so bemerkt man sofort die frappanteste Aehnlichkeit zwischen diesem Bilde und den Pseudocapillaren Langer's, — eine Aehnlichkeit, welche sich noch mehr steigert, wenn man Langer's Verfahren auch darin nachahmt, dass man statt unserer hellen, kaltflüssigen Masse eine dunkle

erstarrende Flüssigkeit, z. B. Carmingelatine wählt; man sieht dann in der That nichts, wie ein capillarartiges, vollkommen injicirtes Netz, dessen Maschenräume eben durch die Wasserkanälchen gebildet werden; von irgend welchen intravasculären Gewebstheilen ist hier nichts zu sehen, — einmal sind sie wohl durch die dunkle, undurchsichtige Masse verdeckt, dann aber hat sicherlich die heisse Flüssigkeit einen grossen Theil der zarten Bälkchen zerrissen und an die Seite gedrängt, — ein Verhalten, dem man es wohl zuschreiben muss, wenn Langer an solchen »Capillaren« noch eine Membran darzustellen vermochte. Nochmals aber sei hervorgehoben, dass die Aehnlichkeit mit echten Capillaren geradezu täuschend ist; denkt man sich, wie Jemand bei einer erstmaligen Injektion sieht, wie sich zuerst der innere Theil der Lamelle erfüllt, wie dann die Flüssigkeit auch in den höheren Theil und schliesslich in die Stäbchencanäle steigt, wie sich die Injektionsmasse in der durch die Wassercanäle bedingten rechtwinkligen Weise von den Arterien aus vertheilt, so muss, zumal bei geringen Loupenvergrösserungen, der Langer'sche Schluss allerdings so nahe liegen, dass man sich wundern müsste, wenn er nicht gezogen wäre. Mit der Kenntnissnahme von Schnitten aus Ueberosmiumsäure und von Injektionen mit hellen, kaltflüssigen Massen muss aber, wie ich glaube, jeder Gedanke an ein wirklich vorhandenes geschlossenes Gefässsystem im Sinne der Autoren vollkommen verschwinden, und vielmehr die Annahme eines lakunären Systems an seine Stelle treten.

Bedeutend richtiger haben Langer und von Hessling das Verhalten der Gefässe am freien Rande erkannt. Wenn auch von einer direkten Communikation der Arterien und Venen der einen Lamelle mit denen der andern keine Rede sein kann, es sich hier vielmehr lediglich um dieselben lakunären Räume handelt, wie überall sonst, so bestätigen sich doch die Angaben über den Stäbchenkanal, also die äussersten Venen, vollkommen, — man sieht ihn an Osmiumpräparaten direkt in den der andern Seite sich fortsetzen; nur an der Umbiegungsstelle selbst findet sich eine Communikation mit den übrigen Bluträumen. (Vgl. Fig. 10.) Es zeigt sich auch hier, dass dieser Theil des Gefässsystems, der bei andern Lamellibranchiaten eine viel grössere Rolle zu spielen scheint, als bei Anodonta und Unio, in besondrer Weise differenzirt ist, — in wie weit ihm der Name eines echten Gefässes zukommt, wird die Besprechung seiner histiologischen Eigenthümlichkeiten zeigen.

Werfen wir nach alle dem einen Rückblick über unsre an Osmiumpräparaten und injicirten Kiemen erworbenen Kenntnisse vom respiratorischen Kreislauf unsrer Najaden, so werden wir sie in Kurzem in folgender Weise zusammenfassen können: das Körpervenenblut der Najaden ergiesst sich, nachdem es sich im Venensinus gesammelt und von da den Wundernetzartigen Kreislauf durch das Bojanus'sche Organ zurückgelegt hat, in die grossen, längs der Kiemenbasis verlaufenden Kiemenarterien; von hier aus gehen rechtwinklig Zweige in die Lamellen hinein, — sie sind die letzten Ausläufer des echten Gefässsystems, aus ihnen strömt das Blut durch zahlreiche Spalten in die interfibrillären Lückenräume des Kiemengewebes, um sich, nachdem es so mit einer bedeutenden respiratorischen Fläche in Berührung gekommen ist, wieder in grosse, echte venöse Gefässe zu sammeln, und durch sie erst, analog den kammartigen Verzweigungen der Arterien, in die grossen Kiemenvenen und von da in das Atrium geführt zu werden; ein Theil des arteriell gewordenen Blutes aber schlägt einen andern Weg ein, indem es zunächst die Langer'schen Stäbchenkanäle durchfliesst; diese selbst münden aber in ein, mit den Kiemenvenen in direktem Zusammenhang stehendes »parenchymatöses Netz« an der Kiemenbasis. (Langer.)

Haben uns unsre Betrachtungen nun zu diesem Ziele geführt, so muss es sich darum handeln, die genaueren histiologischen Details derjenigen Theile kennen zu lernen, deren gröbere Anatomie und Morphologie wir im Obigen klarzustellen versucht haben; und wir wenden uns hierbei zunächst zu denjenigen Theilen, deren Beziehung zum Blutkreislauf uns am meisten interessiren muss, zu dem intravasculären Gewebe.

Benutzen wir, um uns über dasselbe zu orientiren, den Querschnitt eines in Osmiumsäure conservirten Septums, welches, wie schon erwähnt, sämmtliche bezügliche Verhältnisse am klarsten zeigt, so erhalten wir, bei Anwendung starker Vergrösserungen (Gundlach, Obj. à Imm. VII.) das folgende Bild (vgl. Fig. 5): zu beiden Seiten erblicken wir das Septum begrenzt durch, auf vielfachen wulstartigen Falten angeordnete eigenthümliche Wimperepithelzellen, von denen später noch ausführlich die Rede sein soll. Hierauf folgen jederseits nach einwärts parallel den Rändern verlaufende, hell glänzende Faserzüge, welche, von einem Septum zum andern ziehend, den Interseptalraum bogenförmig zu

überbrücken scheinen. Ihrer Struktur nach dürften sie wohl in die Kategorie der elastischen Gewebe gehören, — wenigstens lässt ihre ausserordentliche Resistenz gegen Säuren und Alkalien darauf schliessen; immerhin aber ist die Möglichkeit einer muskulösen Natur, etwa zum Zwecke einer spontanen Volumensveränderung des Interseptalraums oder auch der Bluträume im Septengewebe selbst, keineswegs ausgeschlossen; bekanntlich stehen ja alle derartigen Unterscheidungen bei niedern Thieren noch auf so schwachen Füssen, dass es voreilig wäre, etwas Positives darüber auszusagen; die Fasern sind übrigens nicht besonders stark entwickelt. — Das eigentliche Septalgewebe schliesst sich nun nach innen zu an diese Gebilde an. Es construirt sich, wie bereits angedeutet, hauptsächlich aus meist quer durch das Gesichtsfeld verlaufenden Bindedewebsbälkchen, die am Rande sämmtlich communiciren, sich sehr häufig dichotomisch verästeln und oft auch durch rechtwinklig abgehende Fasern anastomosiren. Zwischen sich lassen sie, wie man aus der zahlreichen Masse eingestreuter Blutkörperchen sofort bemerkt, die Bluträume frei, eine fibrilläre Streifung ist kaum angedeutet, auch der Gedanke an elastische Gewebstheile oder dgl. muss bei dem eigenthümlich zarten protoplasmatischen Aussehen der Bälkchen augenblicklich schwinden. Bindegewebskörperchen sieht man in grosser Anzahl in den Balken liegen, sehr häufig sind sie mit winzigen Pigmentkügelchen imprägnirt, welche im Leben glänzend gelb, in Osmiumsäure tief schwarz erscheinen, — ein Umstand, der wohl mit Sicherheit auf eine ölige Zusammensetzung schliessen lässt; ausser in den Bindegewebskörperchen finden sie sich auch, theils versprengt, theils haufenweise, häufig nahezu radiär um die Körperchen angeordnet, im Gewebe der Balken selbst. Eine weitere Complikation erfährt das Bild dadurch, dass man an sehr gut conservirten und sehr feinen Schnitten ziemlich häufig, wenn auch nicht immer gleich deutlich, zwischen den Fasern, also im Blutraume selbst, häutchenartige Ausbreitungen anscheinend echt protoplasmatischer Substanz erblickt, meist mit schönen Kernen und zahlreichen Pigmentkugeln; der protoplasmatische Charakter dieser Substanz wird durch Carminfärbungen, in denen die Häutchen schwach, die Kerne rubinroth tingirt werden, noch wahrscheinlicher gemacht. — Das Gewebe der Kiemenlamellen zeigt im Grossen und Ganzen dieselben Verhältnisse, — nur dass hier bei der gedrängteren Anordnung der Bälkchen die bei grossen Septen ausser-

ordentlich klaren Verhältnisse etwas weniger deutlich zu erkennen sind.

Diese Bilder nun, von deren detaillirter Deutung ich für den Augenblick absehe, erinnern ungemein an zwei Darstellungen bindegewebiger Gebilde, mit denen die histiologische Litteratur erst in neuester Zeit bereichert worden ist, — ich meine die Angaben von Axel Key und Gustaf Retzius [1]) über die Gewebe des Subarachnoideal und Subduralraumes und Victor v. Mihalkovics [2]) über die Struktur des Hodens.

Beide Autoren haben bekanntlich bei der Untersuchung von Lymphräumen in den betreffenden Organen entdeckt, dass dieselben, genau in der Weise wie ich es oben von den Bluträumen der Anodontenkieme mittheilte, von intravasculären Gewebsbälkchen durchzogen werden, — ja, sie haben auch die oben erwähnten protoplasmatischen Häutchen beschrieben und abgebildet. Da sich nun die Lymphbahn der höheren Thiere (die Arbeiten der genannten Autoren beziehen sich nur auf Säugethiere) mit dem Hämolymphsystem der Wirbellosen wohl zwanglos homologisiren lässt, indem für beide eine Entstehung aus dem mittleren Keimblatt anzunehmen ist, so erwächst meinen Angaben über die Verhältnisse bei den Najaden durch diese Untersuchungen eine mächtige Stütze; und es erschliesst sich hier vielleicht die Aussicht auf ein weites Gebiet, in welchem ähnliche Verhältnisse vorwalten mögen, — ich erinnere nur z. B. an die subcutanen Lymphräume des Frosches, mit denen die hier vorliegenden Fakta unbestreitbar viele Aehnlichkeit zeigen.

Was nun die genauere Deutung der mikroskopischen Bilder anlangt, so kann ich mich hierin den genannten Autoren nicht unbedingt anschliessen. Alle stützen sich nämlich in ihrer Erklärung auf die neue, in Deutschland hauptsächlich durch Schwalbe und seine Schüler vertretene Bindegewebstheorie, nach welcher eben Lymphraum und Bindegewebsspalte identisch und die sogenannten Bindegewebskörperchen weiter nichts wie kernhaltige Endothelzellen sein sollen. Der ersteren Behauptung wird man nach allen neueren Forschungen wohl unbedenklich beitreten können, — gegen die

---

1) Studien in der Anatomie des Nervensystems, Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX. 1873.

2) Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Arbeiten aus der physiolog. Anstalt zu Leipzig, herausg. v. C. Ludwig. 1873. VIII.

zweite hingegen lassen sich doch mancherlei Einwände geltend machen. In unserm speciellen Falle wollen Axel Key und Gustaf Retzius das Endothel als Umkleidung der zarten Gewebsbalken sowohl, als auch als Bestandtheil der häutchenartigen Ausspannungen vermittelst der Höllensteinreaktion mit Evidenz nachgewiesen haben, v. Mihalkovics vermochte diess jedoch nicht, weder als Balkenscheide noch auf den Häutchen hat er, wie er selbst angiebt, eine echte Endothelzeichnung nachweisen können; gleichwohl nimmt auch er unbedenklich an, alle Kerne seien wirkliche Endothelkerne und die Häutchen beständen aus zwei, bloss zelligen Lamellen. — Mir persönlich ist nun bei meinem Objekt eine Endotheldarstellung, — die sich, beiläufig bemerkt, bei den primären Verzweigungen der grossen Kiemengefässe leicht bewirken lässt, — niemals gelungen. Silberinjektionen und Tinktionen versagten vollkommen, auch die sonst so vortreffliche Osmiumsäure ergab nie eine Spur, sondern zeigt immer nur die von mir beschriebenen und abgebildeten Ergebnisse. Obwohl ich nun darauf hin das Fehlen eines Endothels, also differenzirter Zellen in den Bluträumen, keineswegs mit absoluter Sicherheit behaupten will, — die schwer zu entfernende Masse Blut in den Kiemen kann sehr wohl eine genügende Einwirkung der Silberlösung, die ja überhaupt in ihren Wirkungen ziemlich launisch und unzuverlässig zu sein scheint, verhindert oder mindestens erschwert haben, — so ist es mir doch im Laufe meiner Untersuchungen mehr als wahrscheinlich geworden, dass die Verhältnisse hier doch einfacher liegen. Ich bin sehr geneigt anzunehmen, dass jene Häutchen weiter nichts sind, als die Ueberreste membranloser embryonaler Bindegewebszellen, dass in ihnen aber, eben weil jene Zellen von Anfang an membranlos waren, Zellgrenzen nicht nachweisbar sind; vielmehr scheint es mir, dass sie, wenigstens in unserm Falle, ein mehrkerniges Syncytium darstellen. Die in ihnen enthaltenen Kerne wären dann identisch mit den Kernen der Bindegewebskörperchen, nur mit dem Unterschied, dass erstere noch in dem Protoplasma der embryonalen Zellen eingebettet, letztere aber, nach der fibrillären Metamorphose höchstens noch von minimalen Plasmaresten umgeben sind. Ich stütze diese Ansicht auf die bekannte, in neuester Zeit vielfach, z. B. durch Franz Boll's Forschungen [1]) in den Details bestätigte Bindegewebstheorie Max Schultze's, die

1) Arch. f. mikr. Anat. 1872, Bd. VIII.

derselbe in seiner bahnbrechenden Arbeit »Ueber Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe« zuerst aufstellte. Max Schultze sagt: »der genannte Zustand des jungen Bindegewebes ist so zu deuten, dass die allmählich sich fibrillär umwandelnde Grundsubstanz das Protoplasma wandungsloser und bis zur Verschmelzung genährter Embryonalzellen sei. Aber wie bei der Entwicklung der Muskelfasern Reste unveränderten Protoplasmas zwischen den Fibrillen übrig bleiben und sich namentlich um die Kerne ansammeln, so bleibt auch bei den Zellen, deren Protoplasma sich in fibrilläres Bindegewebe umwandelt, ausser dem Kern noch ein wenig unverändertes Protoplasma übrig, welches ersteren in freilich oft sehr geringer Menge umhüllt. Dies sind die gleich den Muskelkörperchen wandungslosen Bindegewebs- oder Sehnenkörperchen«. Von diesem Standpunkte aus scheint mir meine oben mitgetheilte Auffassung des vorliegenden Befundes nicht nur ohne alle Schwierigkeit zulässig, sondern fast von vornherein postulirt, — wir hätten hier, entsprechend dem phylogenetisch niederen Stadium unsrer Thiere, einen gleichsam in Permanenz erklärten embryonalen Zustand vor uns.

Ich betone nochmals, dass mir nichts ferner liegt, als gegen die Ansichten der oben genannten Autoren polemisiren zu wollen. Es ist sogar möglich, wiewohl ich einen bestimmten Ausdruck dieser Absicht nicht sehen kann, dass auch ihnen der Gedanke vorschwebte, die Endothelkerne seien in der That Kerne des ursprünglichen embryonalen Bindegewebes, die Endothelzellen Reste eben jener Zellen und das fibrilläre Gewebe deren metamorphosirtes Protoplasma; man stände also dann wieder auf dem Standpunkt, den schon 1863 Rindfleisch [1]) und His [2]) inne hatten und den Letzterer in folgenden Worten präcisirt: »die Epithelzellen der Gefässe sind genetisch nur abgeplattete Bindegewebszellen«. Es ist diess ein Standpunkt, den man, wie mir scheint, gerade unter Zugrundelegung der Max Schultze'schen Theorie sehr wohl theilen kann, — es würde sich dann nur empfehlen, das Wort Epi- oder Endothelzelle gänzlich zu cassiren, ein Wort, welches immer nach einer scharfen morphologischen Sonderung in Gewebe- und Zellenbelag klingt; es würde sich empfehlen, mit besondrem Nachdruck gerade

---

1) Virchow's Archiv für pathol. Anat. etc. Bd. 23.

2) Zeitschrift f. wissensch. Zool. 1863.

den Umstand zu urgiren, dass eben die zellige Innenauskleidung der Blut- und Lymphräume nichts andres sei, als das sich daran anschliessende fibrilläre Bindegewebe selbst, dass also an eine Trennung etwa in Endothel und Fibrosa, wie an den Schleimhäuten in Epithel und Mucosa, im vorliegenden Fall absolut nicht gedacht werden kann.

Hier also begegnet sich meine Auffassung mit den Befunden, die Key, Retzius und v. Mihalkovics mitgetheilt haben; der einzige Unterschied, das Vorhandensein oder der Mangel des sog. Endothels muss nach den voraufgegangenen Betrachtungen als für den allgemein morphologischen Gesichtspunkt vollkommen irrelevant angesehen werden [1]. Nur in histiogenetischer Beziehung können wir auf diese Differenz Werth legen, indem uns der von mir geschilderte endothellose Zustand wahrscheinlich wohl ein früheres Stadium vor Augen führt, — und insofern zeugt dieser Fall eklatant für die Nothwendigkeit vergleichend histiologischer Untersuchungen in allen Theilen der Zoologie; die Erforschung einzelner Thierklassen allein, wie im vorliegenden Fall der Säugethiere, muss immer zu einseitigen Auffassungen führen.

Gilt es nun in kurzen Worten das Resumé der obigen Betrachtungen zu ziehen, so werden wir sagen müssen, dass die Bluträume der Anodonten- und Unionenkieme entstanden sind durch einfache Spaltenbildung in dem noch sehr wenig differenzirten embryonalen Bindegewebe derselben, dass also der Begriff der »Blutgefässe«, sofern er das Vorhandensein von Eigenwandungen postulirt, auf diese Gebilde nicht anzuwenden ist; vielmehr wird man sie nach dem jetzt gäng und gäben terminologischen Gebrauch als lakunäre Systeme betrachten müssen; nur die grossen Kiemenarterien und Venenzweige machen, wie gesagt, hiervon eine Ausnahme.

---

1) Die Frage nach dem Vorhandensein von Endothel ist überhaupt wohl vielfach zu stark betont worden. Die neueren Untersuchungen, z. B. Flemming's haben bei Mollusken endothellose Bluträume vollständig sicher nachgewiesen, — ja selbst ein so eifriger Anhänger der Ranvier-Schwalbe'schen Theorie, wie v. Mihalkovics muss zugeben, dass in den Hoden derjenigen Thiere, bei denen die sog. Zwischensubstanz überwiegt, der Anfang der Lymphbahnen in vollständig wandungslosen Lücken dieses zelligen Gewebes zu suchen sei; es dürfte sich also empfehlen, weniger Werth auf dieses Endothel zu legen, wenn es sich um Aufstellung allgemein morphologischer Gesichtspunkte handelt.

Die obige Schilderung bezog sich in gleichmässiger Weise auf das Gewebe in den Septen und in den eigentlichen Kiemenlamellen. Doch kommt für letztere, wie bereits oben angedeutet, noch eine Complikation zu Stande durch das Vorhandensein ausserordentlich zahlreich eingestreuter kugliger Concremente von kohlensaurem Kalk. Dieselben bestehen aus concentrischen Schichten, die alternirend bald mehr bald minder stark lichtbrechend wirken, und erinnern so in ihrem Aussehen ungemein an die Stärkekörner in pflanzlichen Geweben. Ihr Auftreten scheint durchaus nicht constant zu sein; abgesehen von individuellen Schwankungen war im allgemeinen die grosse (Bonner) Anod. cygnea stärker damit imprägnirt, als die kleinere (Leipziger) Anod. piscinalis und Unio pictorum zeigte grössere und mehr als jene beiden Species. Man entfernt sie selbstverständlich sehr leicht durch vorsichtiges Auslaugen der Schnitte in Salzsäure von 0,1% und erhält dann, natürlich nur an Osmiumschnitten, Bilder, welche bis auf sehr schwach lichtbrechende Reste jener Körper vollkommen die oben geschilderten Verhältnisse zeigen. — Ueber Entstehung und physiologische Bedeutung jener Concremente vermag ich Nichts anzugeben.

Ungleich schwieriger aber gestalten sich die histiologischen Verhältnisse in demjenigen Theil der Kiemen, den ich früherhin als »Kiemenleiste« in Anspruch nahm, und in welchem, wie man sich erinnern wird, der Langer'sche Stäbchenkanal verläuft, gestützt von zwei chitinartigen Stäben. Beginnen wir auch hier wieder die Untersuchung mit der Betrachtung eines Querschnitts, so erkennen wir in ihm sofort den Stäbchenkanal und die sogenannten Chitinstäbchen; zwischen ihnen aber und dem äusseren Flimmerepithel zeigt sich auf den ersten Blick ein Gewebe, das von den bisher betrachteten recht wesentliche Differerenzen darbietet. Während es sich bisher um Balken metamorphosirten und Ausbreitungen noch unveränderten Protoplasmas handelte, finden wir hier eine gleichmässige, homogene Substanz, welche durch Lückenbildung das venöse Gefäss enthält und in der das Kiemenskelett eingebettet liegt. Nach oben und beiden Seiten zu grenzt sich das Gewebe durch das Flimmerepithel ab, in der Mitte ist es durch die Gefässlücke und deren Communikation mit den tieferen Schichten unterbrochen, nach unten zu setzt es jederseits scharf ab, so dass man das ganze in freilich etwas grober Weise mit den beiden Theilen einer Gardine vergleichen könnte (vgl. Fig. 3 u. 4).

Was zunächst das mikroskopische Verhalten der Gefässe betrifft, so erscheint die senkrechte Communikation, die gerade in der Mitte zwischen den beiden Chitinstäbchen verläuft, ebenso wie der Stäbchenkanal selbst als vollkommen wandungslose Lücke; Bindegewebskörperchen finden sich mehrfach in den Umgebungen der Bluträume, — aber nur da — und sind ebenfalls mit den vorher erwähnten Pigmentkugeln imprägnirt; auch Blutkörperchen finden sich hier massenhaft. Ferner ist zu erwähnen, dass nicht selten zarte Balken das Lumen der Blutbahnen durchsetzen, und somit den Gedanken einer völligen Uebereinstimmung mit den sonstigen Bluträumen der Kieme nahe legen; immerhin aber bleibt zu bedenken, dass dies Gefäss vollkommen constant auftritt, und bei anderen Lamellibranchiaten eine ungleich bedeutendere Rolle spielt, als hier; wir werden also doch wohl thun, es als eine höhere Differenzirung gegenüber den echten unregelmässigen Lakunen der Lamellen und Septen aufzufassen. Dafür spricht auch das oben erwähnte Verhalten am freien Rande der Kieme.

Das eigentliche Gewebe der Kiemenleisten nun präsentirt sich auf dem Querschnitt und, wie ich gleich hier bemerken will, ebenso auf dem Flächenschnitt, als homogene, strukturlose Masse, mit sehr spärlichen Zellenresten, die sich aber immer in der Umgebung der Bluträume vorfinden. Von diesen Bindegewebskörpern zu vergleichenden Zellenresten strahlen in verschiedenen Richtungen feine, meist in der früher geschilderten Weise mit Pigment besetzte Fortsätze aus; endlich sieht man stets von Strecke zu Strecke rechtwinklig von dem vertikalen Blutraum aus eigenthümliche, ebenfalls pigmentirte Streifen das Gewebe bis nahe an die Chitinstäbchen hindurchziehen, — Streifen, welche sich oft dichotomisch theilen und am Ende in feine Aestchen auflösen, aber nie direct miteinander zu communiciren scheinen; — ihre Bedeutung soll später erörtert werden. — Alles in Allem macht das vorliegende Gewebe in hohem Grade den Eindruck einer schleimigen Intercellularsubstanz mit wenigen eingestreuten Zellenresten, — etwa zu vergleichen dem Glaskörpergewebe der höheren Thiere. Ob dasselbe durch schleimige Degeneration wandungsloser Embryonalzellen entstanden ist, oder ob wir es hier mit wirklichen Ausscheidungen aus Zellen zu thun haben, das ist eine Frage, deren Entscheidung fast als Geschmackssache bezeichnet werden darf; für die erste Ansicht würde man sich a priori nach der Schultze'schen Bindegewebstheorie entscheiden müssen,

für die letztere spricht das ausserordentlich spärliche Vorkommen zelliger Gebilde. Am richtigsten dürfte wohl eine Vermittelung beider Auffassungen sein, welche dahin geht, Metamorphose und Sekretion im Wesentlichen zu identificiren, wie man sich ja längst gewöhnt hat, z. B. die Schleimsekretion einzelliger Drüsen oder Becherzellen als eine permanent fortdauernde schleimige Degeneration dieser Gebilde aufzufassen[1]). Jedenfalls muss im vorliegenden Falle daran festgehalten werden, dass wir es mit einem nicht zellig differenzirten Gewebe von schleimig-gallertiger Consistenz zu thun haben. Ueber das chemische Verhalten ist zu bemerken, dass das Gewebe sich in Säuren und Alkalien unter Quellungserscheinungen löst, dass es sich gegen Carmin ziemlich indifferent zeigt, in Hämatoxylin aber einen leicht bläulichen Stich annimmt; letzteres Verhalten als Protoplasmareaction zu deuten, wäre verkehrt; wie wir sehen werden theilen auch die festen Chitinstäbchen diese Eigenschaft.

Bevor ich nun zur histiologischen Betrachtung dieser letzterwähnten Gebilde übergehe, sei es mir gestattet, in wenigen Worten das Verhalten dieser inneren Skelettheile der Kieme im Allgemeinen zu erörtern.

Ein feiner, ganz nahe der Oberfläche geführter Flächenschnitt lässt alle einschlagenden Verhältnisse in klarster Form erkennen. Betrachten wir zunächst die Kiemenbasis, so sehen wir in dem die Kiemenvene umgebenden parenchymatösen Gewebe eine deutliche arkadenförmige Reihe gebogener gelblicher Stifte, die so gelegen sind, dass die anstossenden Schenkel je zweier benachbarten Bögen in

1) Rindfleisch bemerkt (Lehrb. der patholog. Gewebelehre S. 25) folgendes über diesen Gegenstand: »Wir fühlen uns versucht, die Schleimbildung im Zellenprotoplasma mit der Verhornung der Epidermiszellen gleichzusetzen, wozu die chemische Aehnlichkeit des Mucins und Keratins noch besonders einladet. Dann wäre freilich die Schleimbildung einfach als eine Schleimumwandlung aufzufassen und mit Frerichs, Donders, O. Weber anzunehmen, dass eine gewisse Menge Schleim eine gewisse Menge abgestossener Epithelien repräsentire, mithin die Epithelzellen bei der Schleimbereitung abgestossen wurden. Mit dieser Consequenz kann ich mich nicht ohne Weiteres einverstanden erklären.« Mir scheint, dass man mit Hülfe der oben vorgetragenen Auffassung den ersten Sätzen Rindfleisch's zustimmen kann, ohne doch die von ihm wohl mit Recht perhorrescirte Consequenz zu ziehen.

eine Kiemenleiste treten; in diesen Leisten verlaufen sie nun sämmtlich parallel neben einander, bis sie, kurz vor Erreichung des freien Randes, scharf zugespitzt endigen[1]). Während dieses Verlaufs werden sie von Strecke zu Strecke durch senkrecht darauf stehende Muskelbündel gekreuzt; und an all diesen Kreuzungsstellen verschmälern sie sich bedeutend oder werden wohl auch ganz unterbrochen. Uebrigens verlaufen, wie schon Langer, der diese Verhältnisse überhaupt mit sorgfältigster Genauigkeit schildert, angegeben hat, die Stäbchenkanäle nicht in ihrer ganzen Länge zwischen den Stäbchen, sondern erst an deren zweiter Gliederungsstelle (von der Basis aus gerechnet) sieht man sie dazwischen treten; es machen nämlich die Stäbchen, wie man sich leicht überzeugen kann, an dieser Stelle eine Biegung nach schräg abwärts in das Gewebe hinein, — und so kommt es, dass die zwischen den Leisten gelegenen und von den Wassercanälen durchlöcherten Einsenkungen, die »Flimmerrinnen« der Autoren, früher endigen, als die bogenförmige Verbindung der Stäbchen stattfindet (vgl. Fig. 9).

Diese Stäbchen nun unterlagen bisher sehr verschiedenen Deutungen, — meist begnügte man sich mit dem unbestimmten Worte Chitin. Langer bezeichnet sie sehr vorsichtig als »gegliederte Knorpel- (Chitin) Stifte« und lässt also die Frage nach ihrer chemischen und histiologischen Beschaffenheit ganz aus dem Spiel, — den Begriff »Knorpel« will er hier, wo er Chitin als Synonym gelten lässt, keinenfalls histiologisch aufgefasst, sondern nur als Bezeichnung des Consistenzgrades verstanden wissen. v. Hessling giebt an, die Stiftchen beständen aus kohlensaurem Kalk; abgesehen von der eigenthümlich glänzenden gelben Färbung, von der Bläubarkeit in Hämatoxylin und von der Unähnlichkeit mit andern Kalkgebilden, z. B. den Concrementen der Lamellen, dürfte die Unlöslichkeit in Säuren ein hinreichendes Argument gegen diese Meinung abgeben.

---

1) Es mag an dieser Stelle erwähnt werden, dass sich in den Kiemen der Ascidien und des Amphioxus ganz ähnliche Verhältnisse vorfinden; besonders zeigt der arkadenartige Ursprung der Stäbchen die vollständigste Uebereinstimmung, auch die chemische und histiologische Struktur derselben bin ich geneigt, mit den hier besprochenen Eigenthümlichkeiten (vgl. unten) vollständig zu identificiren. Trotzdem muss, da es sich selbstverständlich nicht um Homologie, sondern nur um Analogie handelt (Integumentgebilde-Visceralgebilde), von einer weiter gehenden Vergleichung Abstand genommen werden.

Es fragt sich also, wofür sollen wir uns entscheiden? und da muss jedenfalls zunächst die Frage aufgeworfen werden: was versteht man denn überhaupt unter Chitin? Die Antwort hierauf ist keineswegs so leicht, wie man vielleicht denken wird. Von dem complicirten Locomotionsskelet und Hautpanzer unserer Hummer bis herab zu der einfachen Schaale etwa einer Arcella oder Gromia, — welche mannichfaltige Stufenfolge von Gebilden, deren Gemeinsames auf den ersten Blick schwer zu eruiren sein dürfte! Vergleichen wir alle jene als Chitin bezeichneten Theile miteinander, so werden wir auf eine chemische Diagnose vollkommen Verzicht leisten müssen, — es giebt kein mikrochemisches Reagens, welches mit Bestimmtheit auf Chitin hinwiese, — die Kennzeichen mehr negativer Natur, wie die Unlöslichkeit in Säuren und Alkalien, treffen zwar überall zu, sind aber nichts weniger als charakteristisch, da sie vielfachen Geweben zukommen. Es bleibt uns also nur übrig, den Begriff des Chitin histiologisch zu fassen und, abstrahirend von den oben genannten Modificationen, als Chitin alle diejenigen Gebilde anzusprechen, welche als feste, erhärtete Sekrete von Zellenlagern erkannt werden können und sich ausserdem durch die oben erwähnte Resistenz gegen Säuren und Alkalien auszeichnen. Freilich muss zugegeben werden, dass auch so keine sichere Diagnose gestellt werden kann, da ja, wie ich oben bereits ausführte, die Begriffe der Metamorphose und der Sekretion schwer auseinander zu halten sind, — ich erinnere nur an das Horngewebe der Spongien, die Kieselbildung des Radiolarienskeletts u. s. w.; immerhin wird man im Allgemeinen mit der obigen Definition auskommen.

Für unsern Fall liegt nun also die Frage so: sind die fraglichen Stäbchen aufzufassen als echte Secretionsprodukte oder stellen sie nur hornig metamorphosirte Zellen dar? Die Antwort hierauf ist ausserordentlich schwer zu geben, ja ich glaube, dass sich nach dem Befund an den ausgebildeten Kiemen nichts gewisses hierüber aussagen lässt. Von einer secernirenden Zellenschicht um die Stäbchen herum ist nichts zu sehen, ebensowenig von einem Uebergang derselben in das umgebende Gewebe, vielmehr setzen sie sich vollkommen scharf gegen das gallertige Schleimgewebe der Leisten ab; weder an den Gliederungsstellen noch am freien Rande zeigen sie irgend welchen fasrigen Zerfall, — sie bleiben überall die homogen gelbliche, glänzende, im Querschnitt halbmondförmige Substanz, als welche ich sie vorher kennzeichnete. Die Möglichkeit, dass diese

Stäbchen einer wirklichen Sekretion ihren Ursprung verdanken, ist zwar damit keineswegs ausgeschlossen; es ist sehr gut möglich, dass sich Zellen der embryonalen Kiemen als Secretionszellen differenzirt haben und später zu Grunde gegangen sind, ohne irgend welche Spuren zu hinterlassen[1]). Dennoch erscheint mir vorläufig die Annahme einer Metamorphosirung zelliger Elemente einfacher und plausibler; wir hätten die Stäbchen dann einfach als lokale Verdickungen des Leistengewebes, hervorgerufen durch Anpassung an die Skelettfunktionen, aufzufassen, und mit dieser Annahme scheint mir das Vorhandensein jener eigenthümlichen Streifen vortrefflich im Einklang zu stehen, welche, wie ich oben beschrieben habe, von dem feinen Blutkanal aus quer das Gallertgewebe durchziehen; es wären dann diese Streifen, deren Bedeutung sonst absolut räthselhaft erscheint, ebenfalls als lokale Verdickungen des Gewebes aufzufassen, die aber nicht bis zu der hornigen Beschaffenheit der sog. Chitinstäbchen erhärtet, sondern auf einer jüngeren Stufe stehen geblieben sind und also vielleicht einen sekundären Stützapparat der Kiemenleisten darstellen. Trotzdem will ich jedoch die Frage unentschieden lassen und habe also auch, um gar nichts zu antecipiren, den hergebrachten Namen der »Chitinstäbchen« beibehalten; mit der vorgeschlagenen Einführung der Bezeichnung »Conchiolin« scheint mir in diesem Falle, da von quantitativer Analyse keine Rede sein und somit kein Beweis für das Vorhandensein dieser organischen Substanz erbracht werden kann, nicht das Mindeste gewonnen.

Die oben geschilderten Bilder nun, wie sie uns der Querschnitt einer Leiste im Allgemeinen liefert, erhält man auch an Injectionspräparaten in klarster Weise. Man sieht sehr deutlich den Stäbchenkanal mit Injektionsmasse gefüllt und von ihm aus die ebenfalls injicirte Communikation zum Lamellengewebe herabziehen; wenigstens ist diess der Fall an allen denjenigen Stellen der Kiemenleisten, welche nicht von den querverlaufenden Faserbündeln, die ich früher

---

1) So findet sich z. B. auch an den sog. Hornstrahlen der Haifischflossen in erwachsenem Zustand keine nachweisbare Zellenmatrix, während ich mich an sehr jungen Embryonen von der Anwesenheit einer solchen, den Hornfaden röhrenförmig umgebenden Zelllage auf's deutlichste überzeugt habe. Freilich bleibt es noch zweifelhaft und muss einer Feststellung durch eingehendere Untersuchungen vorbehalten bleiben, ob jene Zellen nicht etwa als dicht gedrängte und dadurch etwas abgeplattete Bindegewebszellen zu deuten seien.

schon erwähnte und zu deren genauerer Besprechung ich jetzt übergehe, gekreuzt werden.

Jene Faserbündel, welche ich als Muskeln in Anspruch nehme, verlaufen also senkrecht zu der Richtung der Kiemenleisten in regelmässigen Abständen, entsprechend der erwähnten Gliederung der Chitinstäbchen, sehr oberflächlich gelegen. Früher hielt man sie für Blutgefässe; auch Langer glaubte, dass sie Blut führen könnten und gab z. B. an, die Communication des Stäbchenkanals mit den Blutgefässen der Lamellen fände an den Kreuzungsstellen mit jenen Muskeln statt, — also wie wir gesehen haben, gerade entgegengesetzt dem wirklichen Verhalten. v. Hessling hält sie für fibrilläres Bindegewebe, eine Deutung, der ich mich nicht anschliessen kann; denn wiewohl hier mikrochemische Reactionen nichts entscheiden können und auch das histiologische Verhalten, — lange wellige Fasern mit ziemlich zahlreichen in Carmin tingirbaren, länglichen Kernen, — eine Erklärung auch in diesem Sinne zulässt, so scheint mir doch folgendes leicht zu eruirende Verhalten entschieden für Muskulatur zu sprechen: fertigt man nämlich einen Querschnitt an solcher Kreuzungsstelle, so sieht man sofort, dass die zwischen dem Gewebe der Leisten und der Lamellen eingebetteten Faserbündel in zwei Portionen zerfallen; die eine, untere, geht vollkommen eben in der Querrichtung fort, die obere aber besteht aus in der Diagonale gestellten, einander kreuzenden Fasern, welche an die Chitinstäbchen herantreten und an ihnen sich zu inseriren scheinen; auch ein Flächenschnitt bestätigt dies Bild vollkommen. Es spricht dieses Verhalten jedenfalls wohl für eine muskulöse Natur der Faserbündel, bestimmt zu einer spontanen Lageveränderung der Leisten zu einander (vgl. Fig. 6 u. 7).

Wir haben somit die sämmtlichen inneren, aus dem Mesoderm entstammten Gewebe einer eingehenden Betrachtung unterzogen und gehen nunmehr zu der äusseren Epithelbekleidung der Najadenkieme über, welche in verschiedener Hinsicht die interessantesten Verhältnisse darbietet. Bekanntlich zeichnen sich alle Lamellibranchiaten durch einen exquisiten Flimmerepithelbelag aus, — das Flimmerepithel unserer Najaden ist bereits mehrfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Ziemlich eingehende Beobachtungen giebt zunächst Marchi[1]) in einem kleinen Aufsatz »Beobachtungen über

---

1) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2.

Flimmerepithel«, ferner bildet auch v. Hessling mehrere Formen in seinem Perlmuschelwerke ab; alle bisherigen Angaben sind aber unzureichend, da immer nur auf einzelne Zellformen, nicht aber auf deren Verhältniss unter einander und zu dem Kiemengewebe Rücksicht genommen worden ist.

Marchi unterscheidet zwei Arten von Zellen; lange, flaschenförmige, aus deren Hals die Wimpern bündelartig heraustreten sollen und ganz unregelmässig polyëdrische mit Wimperaustritt auf einer Fläche. Zur Controlle dieser Angaben bedient man sich am besten zunächst der Methode der Zerzupfung, deren Resultate man dann an Querschnitten prüft. Fertigt man demgemäss von einer in Ueberosmiumsäure etwa 10 Minuten aufbewahrten oder auch Osmiumdämpfen ausgesetzten Kieme ein Nadelzupfpräparat, so erkennt man sofort beide Zellenarten Marchi's sehr deutlich, aber kann wenigstens die ersteren Angaben über die »Flaschenzellen« schon hier wesentlich modificiren. Zunächst bemerkt man, dass Marchi einen der wesentlichsten Theile dieser Zellen, nämlich den doppelt contourirten Cuticularsaum, gänzlich übersehen hat. Die Zellen stellen sich nicht als flaschenförmig, sondern einfach als nahezu cylindrisch dar und weichen von gewöhnlichem flimmernden Cylinderepithel nur darin ab, dass die Wimpern nicht auf der ganzen freien Fläche austreten, sondern in der That die Cuticula nur an einer, central gelegenen kreisförmigen Stelle durchbrechen; an dieser Durchbrechungsstelle haften alle Wimpern fest zusammen, um sich wenigstens an Osmiumpräparaten, erst später pinselförmig zu trennen; dieser Eigenthümlichkeiten wegen bezeichne ich diese Zellen als »einfach durchbohrte«. Was ihre Stellung anbelangt, so ergiebt der Querschnitt, dass sie gerade an den Rändern der Kiemenleisten stehen, also hauptsächlich für Regulirung des Respirations- (und wohl auch Nahrungs-) Stroms in den sog. Flimmerrinnen bestimmt sind. Im Leben haften sämmtliche Wimpern bis an die Spitze zusammen, etwa in Gestalt einer Kerzenflamme; in dieser Form sind sie mehrfach, z. B. von v. Rengarten beobachtet und fälschlich als Geisselzellen gedeutet worden. v. Hessling ist merkwürdiger Weise in denselben Fehler verfallen, wie Marchi, auch er bildet flaschenförmige Gebilde ab, welche er augenscheinlich ebenso wie Marchi, bei allzu minutiösem Zerzupfen durch Abreissen der leicht isolirbaren Cuticula erhalten hat (vgl. Fig. 3 u. 8).

Auch Marchi's flache Zellen ergeben sich bei genauer Be-

trachtung in andrer Weise, nämlich als Flimmerzellen, welche von der Cylinder- bis zur Pflasterform jede mögliche Uebergangsstufe zeigen. Hier ist nun der Querschnitt das einzige Mittel, um Klarheit in den Wirrwarr der verschiedenen Formen zu bringen. Man sieht auf dem Querschnitt zunächst die Höhe jeder Kiemenleiste besetzt mit gewöhnlichem flimmerndem Cylinderepithel, mit ziemlich schwachen Wimpern und deutlicher Cuticula; diese Zellen hat Marchi auf dem abgesprengten Epithel solcher Leisten nicht in situ, sondern in grader oder schräger Aufsicht zu sehen bekommen, — sie täuschen dann vollkommen das Bild seiner polyëdrischen Zellen vor! — An der Kante der Leiste schiebt sich dann jederseits eine einfach durchbohrte Zelle ein, die andern sowohl an Grösse wie auch an Stärke der Wimpern weit überragend. Darauf folgt nach unten zu eine Reihe erst nahezu cubischer, sehr stark flimmernder, dann immer flacher und unansehnlicher werdender Zellen, welche innerhalb des Wassercanals das Minimum erreichen. Sie setzen sich durch den Wassercanal in den Interlamellarraum fort, wo sie dann entweder die Innenfläche der Lamellen oder auch die Septa bekleiden und von letzteren aus continuirlich auf die andere Lamelle übergehen. Es gilt hierbei die Regel, dass auf ebenen Flächen ein noch unbeschriebenes, cubisches Epithel mit besonders schönen starken Flimmerhaaren Platz greift; auf Aus- oder in Einstülpungen wandelt es sich stets zunächst durch gegenseitige Accommodation in cylindrisches, schliesslich in flaches Epithel um. Die doppelt contourirte Cuticula scheint niemals zu fehlen; auf allen einigermaassen ansehnlichen Zellen ist sie stets deutlich nachweisbar, auf den ganz winzigen flachen allerdings nicht direkt zu erkennen; bei dem continuirlichen Uebergang aller Zellformen in einander wird man aber die Anwesenheit des, wie ich glaube, für Wimperzellen überhaupt sehr charakteristischen Gebildes wohl als zweifellos ansehen müssen.

Ich habe nun noch einer Angabe über das Wimperepithel der Kiemen zu gedenken, welche sich in Forels »Beiträgen zur Entwickelungsgeschichte der Najaden« [1]) vorfindet. Forel hat an Kiemen, die er in Chromsäure von 0,5% macerirte, beim Abschaben des Epithels stets Fortsätze an der Basis der Zellen zu sehen bekommen, welche schliesslich in sehr feine Streifen ausliefen, die er als Nervenfasern gedeutet hat. Ich kann Forels Angaben lediglich bestätigen;

1) Inauguralabhandlung. Würzburg 1867.

auch ich fand an solchen Chromsäure- oder Chromkalipräparaten die von ihm angegebenen Fortsätze sehr deutlich und in vollster Uebereinstimmung mit Bildern, wie sie z. B. Flemming vom Neuroepithel der Molusken gegeben hat. Was mich aber vorläufig noch an der absoluten Richtigkeit dieses Verhaltens zweifeln lässt, ist der Umstand, dass ich an Osmiumpräparaten niemals eine offenbare Andeutung dieses Verhaltens gesehen habe. Vergleicht man im Uebrigen die Conservirung der Zellen in Osmium- und in Chromsäure, so kann man keinen Augenblick im Zweifel sein, dass die erstere, was alle feineren Details betrifft, der letzteren, welche z. B. immer körnigen Zerfall des Protoplasmas bewirkt, weitaus vorzuziehen ist. Sollte nicht vielleicht die Chromsäure mit ihrer maccrirenden Wirkung des Guten ein wenig zuviel thun und durch Lockern der Zellenbasis Bilder vortäuschen, die dem objectiven Verhalten durchaus fremd sind? — Uebrigens, zugegeben selbst die Richtigkeit der Forel'schen Angaben, wird man sich doch mit der Deutung, welche er giebt schwerlich einverstanden erklären können. Bekanntlich setzen die Flimmerzellen nach vollkommener Isolation ihre flimmernde Thätigkeit noch lange Zeit ungeschwächt fort; von einem direkten Einfluss der Nerven auf diese Wimperbewegung kann also keine Rede sein. Statt nun aber, wie es doch am nächsten liegt, den betreffenden Nerven Sensibilität zuzuschreiben, erklärt Forel sie für regulatorisch; gestützt auf die Thatsache, dass das Ei auf dem v. Bär'schen Wege im äussern Kiemengang gegen die gewöhnliche Flimmerrichtung vorschreitet, nimmt er eine Wirkung der Nerven in diesem Sinne an; man dürfte aber doch wohl besser thun, sich vorläufig mit der Annahme »wehenartiger Contraktionen« zufrieden zu geben und von Forel's Hypothesen zum Mindesten so lange abzusehen, bis nicht wenigstens die nervöse Natur jener Fortsätze überhaupt über allen Zweifel gestellt ist.

Ich schliesse hiermit die Betrachtung der Najadenkieme; es erübrigte vielleicht eigentlich noch, eine Beschreibung derjenigen Veränderungen zu liefern, denen die Kieme bei der Schwangerschaft, — wenn ich mich dieses Ausdruckes bedienen darf, — unterliegt. Doch sehe ich hiervon für jetzt ab, da uns diese Frage schon in so zu sagen pathologische Veränderungen führen würde, die weder früheren Untersuchern, noch auch wie ich gern gestehe, mir selbst irgendwie klar zu stellen gelungen ist. Hoffentlich werden die vorliegenden Angaben wenigstens Demjenigen eine Stütze bieten, welcher

sich künftig mit der genaueren Durchforschung der betreffenden Verhältnisse beschäftigen wird!

Werfen wir zum Schluss noch einen kurzen Rückblick über die gefundenen Ergebnisse, so sehen wir, dass wir uns die Najadenkieme am besten klar machen können, wenn wir sie genetisch als eine Ausstülpung des äusseren und mittleren Keimblattes auffassen. Im mittleren Blatt, das ursprünglich aus wandungslosen Embryonalzellen bestand, haben sich durch Differenzirung des Protoplasmas einerseits Bindegewebsbündel, andrerseits die als Schleimgewebe, Chitinstäbchen und Muskeln bezeichneten Gebilde entwickelt, während sich dann im Bindegewebe durch Spaltenbildung und vermuthlich wohl durch Auswandern von Bindegewebszellen und deren Differenzirung zu Blutkörperchen Bluträume ausbildeten. Die Zellschicht des äusseren Blatts aber bekleidete sich zunächst mit Wimpern und brachte dann durch lebhaftes Fortwuchern all jene Bildungen hervor, die wir als Wasserkanäle und Interlamellarraum kennen gelernt haben [1]. — Dass wir diese Organe aber als wirkliche Kiemen anzusprechen haben, darüber kann, wie ich glaube, wohl kein Zweifel mehr bestehen. Freilich haben wir gesehen, dass eine anatomische Trennung des Blutstroms in zuführend venösen und abführend arteriellen der ungemein ausgiebigen Communication der lacunären Bluträume halber nicht ausgeführt werden kann. Dass aber eine physiologische Trennung, wenn auch nicht ganz scharf, so doch andeutungsweise ausgesprochen ist, dass mit andern Worten das Blut im Stromgebiet der Kiemenarterien sauerstoffärmer und kohlensäurereicher ist, als das Blut im Gebiet der Kiemenvenen, leuchtet bei der durch Vorrichtungen aller Art, durch Ein- und Ausstülpungen erzielten verhältnissmässig kolossalen respiratorischen Oberfläche wohl unmittelbar ein. Freilich müssen wir v. Hessling Recht geben, wenn er betont, dass bei der fortwährenden Mischung keine so vollständige Entkohlensäurung und Verbrennung stattfinden kann,

---

1) Selbstverständlich beansprucht diese Deduktion nicht im Mindesten, den Vorgang der Kiemenbildung der Wahrheit entsprechend wiederzugeben, sondern soll nur dazu dienen, die Idee der Kieme klar zu machen. Ich brauche nicht erst zu bemerken, dass ich ebensowenig, wie einer meiner Vorgänger im Stande gewesen bin, das so lange gesuchte Zwischenstadium der Anodontenentwickelung aufzufinden, was ich um so mehr bedaure, als gerade für das Verständniss der Kiemen von der Erkennung ihrer Ontogonie die wichtigsten Aufschlüsse zu erwarten sind.

wie sie etwa in den Lungen der luftathmenden Thiere vorkommt; dabei müssen wir aber bedenken, dass einmal das Sauerstoffbedürfniss einer fast bewegungslosen, sicherlich nur einem geringen Stoffwechsel unterworfenen Muschel ein ganz minimales sein muss, dass andrerseits ja auch noch neben der lokalisirten Kiemenrespiration eine perpetuirliche Hautathmung stattfindet, dass also die in den Kiemen befindlichen Vorrichtungen, trotz der angedeuteten Unvollkommenheit ihren Zweck im Haushalte unsrer Thiere völlig zu erfüllen geeignet scheinen.

Wir wenden uns nun zum zweiten Theile unsrer Aufgabe, der darin bestehen soll, die hier gefundenen Thatsachen in Bezug auf ihre allgemein morphologische Bedeutung zu untersuchen, d. h. sie mit den Ergebnissen an verwandten Thieren zu vergleichen.

II. Die Kiemen einiger marinen Formen. (Cardium, Mya, Mytilus, Ostrea, Pecten, Pholas, Pinna, Scrobicularia, Solen, Solecurtus, Venus.)

Die Kiemen der Seemuscheln stellten ein für die Untersuchung weit schwierigeres Object dar, als die bisher behandelten unsrer Najaden. Erstens liegen noch so gut wie gar keine Vorarbeiten darüber vor, — die unten zu besprechenden Angaben von Williams sind mehr geeignet, die Sache zu verwirren, als sie klarzustellen, — zweitens aber war durch die Nothwendigkeit, an Spiritusexemplaren zu arbeiten, eine histiologische Detailuntersuchung, wenn nicht unmöglich, jedenfalls ausserordentlich schwer und unzuverlässig gemacht. Von allen zu beschreibenden Formen, — die nicht etwa nach einem bestimmten System, sondern lediglich mit Rücksichtnahme auf das gerade vorhandene Material ausgewählt sind, — standen mir nur Ostrea edulis und Mytilus edulis frisch zu Gebote und gestatteten also auch eine Untersuchung in Ueberosmiumsäure; auch an ihnen ist mir aber eine brauchbare Injektion nie gelungen, da Herz und Sinus venosus dieser Thiere von ausserordentlich grossen Fettmassen umhüllt sind und beim Freipräpariren dank ihrer grossen Zartheit und Kleinheit einer Verletzung wohl kaum entgehen. Meine Untersuchungen sind demnach auch hier in den verschiedensten Punkten lückenhaft und unzureichend geblieben, — in höherem Maasse natürlich noch bei den nur in Spiritus vorhandenen Formen. Wenn ich es trotzdem unternehme, meine Resultate hier mitzu-

theilen, so geschieht diess nur, weil ich sie mit Allem, was ich vorher über die Najadenkieme angab, in so typischer Uebereinstimmung fand, dass ich auch schon hierdurch einiges Licht in die noch ganz unklare vergleichende Morphologie dieser Gebilde zu bringen hoffe. Ich werde mich, da diese ganze Besprechung eigentlich nur den Charakter einer vorläufigen Mittheilung tragen soll und nur bestimmt ist, späteren Untersuchungen als stützende Beihilfe zu dienen, jeder ausführlichen Angabe über die gröbere Anatomie unsrer Untersuchungsobjekte selbst, über Maasse u. s. w. vollkommen enthalten und nur diejenigen Punkte hervorzukehren bestrebt sein, in denen wir Homologieen mit den uns bekannten Verhältnissen der Najadenkiemen zu erkennen haben, — vor Allem die Anordnung der Kiemenleisten und Kiemenskeletts. Wieder werden es in erster Linie Querschnitte sein, die ein Verständniss der vorliegenden Fakta zu fördern geeignet scheinen, und durch deren Vergleich, wie ich hoffe, einige Klarheit in die Frage gebracht werden wird.

Bevor ich jedoch zu diesen Besprechungen übergehe, sei es mir gestattet, in Kurzem der vorhin angeführten Untersuchungen von Williams [1]), — der einzig umfassenden, die überhaupt vorliegen — Erwähnung zu thun. Das Hauptresultat von Williams, um diess gleich vorweg zu nehmen, lautet: Alle Kiemengefässe sind gerade, parallele, nie communicirende Röhren, gestützt an beiden Seiten durch hyaline, meist membranartige und halbcylindrisch gebogene Knorpel; Verzweigungen finden nicht statt, und am freien Rand biegt das zuführende Gefäss in derselben Lamelle direkt in das abführende um. Eine solche Kiemenplatte ist ihm also im Grunde Nichts, als eine Doppelplatte starrer, parallel neben einander gereihter blutführender Stäbchen oder Röhren. Von dieser Art jedoch, welche er als »doppelte Kiemen« bezeichnet, und die weitaus die Mehrzahl bilden, unterscheidet er diejenigen als »einfache«, in denen die Umbiegung der Gefässe nicht in derselben Lamelle bleibt, sondern in die untere Lamelle hinabführt (analog also dem Verhalten, welches wir bei den Najaden kennen gelernt haben). Ferner unterscheidet Williams zwischen den einzelnen Stäbchen muskulöse Verbindungen, welche in ganz ähnlicher Weise, wie bei

---

1) Annals and magazin of nat. history 1854. Bd. 14. »On the mechanism of aquatic respiration and on the structure of the organs of breathing in invertebrate animals. — Mollusca«.

Anodonta angeordnet, die Richtung der Stäbchen von Strecke zu Strecke kreuzen und so also Rechtecke, die dem Wasserdurchtritt dienen, freilassen. Dazu kommt dann noch ein »interlamelläres Kiemengerüst«, über welches jedoch Angaben und Abbildungen so confus sind, dass man nur Unklarheit des Autors selbst über diese Verhältnisse annehmen kann; zu eruiren ist nur, dass diess »interlamelläre Kiemengerüst« alle nicht vasculären Elemente der Kieme enthalten und als trennende Masse zwischen beide Lamellen eingeschoben sein soll.

Man wird zweifelsohne schon aus diesen kurzen Andeutungen den fundamentalen Fehler, den Williams begangen, erkannt haben. Er fasst die von den Chitinstäbchen getragenen Blutgefässe als die einzigen respiratorischen Gefässe der Kiemen überhaupt auf, — mit der Erkenntniss, dass sie nur einen Theil der sehr zahlreichen Blutbahnen darstellen, stürzt die ganze Williams'sche Theorie vollständig zusammen. Diese Erkenntniss, die ja bereits von Langer für Anodonta angebahnt wurde und welche wir bei Betrachtung eben jener Najadenkiemen ganz unumstösslich gewonnen haben, — sie hat genau dieselbe Giltigkeit für sämmtliche marine Formen, wenigstens soweit sie mir bekannt sind; und von hier aus sind sämmtliche weiteren Williams'schen Angaben zu verstehen und als irrthümlich zu erkennen. Auf diese seine Theorie stützt er z. B. die Lehre vom Mangel jeder Verzweigung der Kiemengefässe; ja, was Andre vor ihm klar erkannt haben mochten, weist er als fälschliche Angaben zurück, indem er meint, man hätte bis dahin die Muskelbänder als Gefässe angesprochen, und so kommt er, gerade in Bezug auf die Verzweigung der Kiemengefässe, sogar zu folgendem Ausspruch (S. 253): »This idea, as regards the Acephala, involves a fundamental error, — it envelopes everything in a unresolvable confusion«. Wie er zu diesen sonderbaren Anschauungen gelangt ist, ist leicht einzusehen, — augenscheinlich hat er bloss ganze Kiemenblätter oder Lamellen unter dem Mikroskop ausgebreitet und dann wohl noch gar durch Aetzkali das gesammte Gewebe weggeschwemmt und die Stäbchen isolirt betrachtet; hätte er auch nur einen einzigen Querschnitt gemacht, so hätte er nun und nimmermehr jene Theorie aufstellen können! Man wird mir verzeihen, wenn ich bei Besprechung der einzelnen Formen desswegen von Williams Angaben vollkommen absehe, — da er von so total verschiedenen Voraussetzungen ausgeht, so können

uns auch seine Consequenzen nicht im Geringsten mehr interessiren [1]).

Auch die anderen über unser Thema etwa vorliegenden Arbeiten sind für unsern Zweck so gut wie unbrauchbar. Lacaze-Duthiers [2]) bespricht fast nur die Details der Mytilus-Entwicklung, andre Autoren, wie Alder und Hancock, beschäftigen sich nur mit der uns hier wenig interessirenden Richtung des Flimmerstroms, ohne auf die feineren Strukturverhältnisse irgendwie Rücksicht zu nehmen.

Wir beginnen also direkt, indem wir eine Anzahl von Lamellibranchiaten-Kiemen mit einander vergleichen, und bedienen uns zu diesem Zwecke wiederum zunächst des Querschnittes.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst noch einmal in kurzen Zügen die wesentlichen Eigenthümlichkeiten des Querschnittbildes von Anodonta; wir hatten an ihm erstens als Begrenzung nach oben und unten die wellenförmige Reihe der Kiemenleisten erkannt, die sämmtlich in der gleichen Ebene lagen; in jeder Kiemenleiste unterschieden wir die beiden Chitinstäbchen und das Blutgefäss. Daraus schloss sich nach innen das Lamellengewebe mit seinen Bluträumen und endlich der Interlamellarraum, von Strecke zu Strecke durch Septa in Kiemenfächer oder Interseptalräume geschieden. Diess sind also diejenigen Faktoren, mit denen wir weiterhin zu rechnen haben.

Die wesentlichste Differenz wird sich nun herausstellen je nach der Lage der Kiemenleisten: denken wir uns, dass die sämmtlichen Kiemenleisten nicht mehr in einer Ebene liegen bleiben, sondern dass eine Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche durch Faltenbildung erzielt werden soll, so wird die bis dahin einfache ebene Reihe der Leisten auf dem Querschnitt nunmehr keine gerade Linie, sondern eine aus Berg und Thal zusammengesetzte Curve darstellen. Damit würde Hand in Hand gehen, dass die im Wellenthal gelegenen Leisten nebst ihrem Skelet eine stärkere Stütze bilden müssen, mit andern Worten, dass die Chitinstäbchen sich hier be-

1) Dass ich mit meinem verwerfenden Urtheil über Williams nicht allein stehe, mag folgende Stelle beweisen, in welcher selbst Bronn seinem Unmuth Luft macht: »Sie (die Darstellungen von Williams) sind unzureichend und offenbar theilweise missverstanden; die Zeichnungen ideal und gegen alle Perspective. Sie zeigen nicht sowohl, was bekannt, als was noch zu erforschen ist.«

2) Annales des sciences nat. IV. 5.

deutend verstärken und compliciren; diese Complication kann soweit gehen, dass uns der Querschnitt im Wellenthal ein vollkommeneres, höher differenzirtes Chitinskelett darbietet, als es die Stäbchen der übrigen Leisten bilden; und von hier endlich ist es nur ein Schritt bis zu einem gänzlichen Durchbrechen des Wellenthales, einem Auseinanderweichen seines, immer aus paarigen Stäbchen zusammengesetzten Chitinskeletts und also zu einem fadenförmigen Zerfall der ganzen Kieme. Zu betonen ist hierbei, dass wir es von dem Augenblick an, wo wir wellige Erhebungen in der Reihe der Leisten erhalten, mit Leisten zweierlei Art zu thun haben; erstens mit den einfachen primären, welche je einer Leiste der Anodontakieme homologisirt werden müssen und zweitens secundären, die einer ganzen Anzahl solcher primären Leisten, nämlich den sämmtlichen über einem und demselben Interseptalraum stehenden äquivalent sind.

Diese eben gegebene Deduction nun entspricht dem wahren Verhalten in der That mit absoluter Genauigkeit. Der Zufall hat mir in den mir gerade zu Gebote stehenden Formen eine aufsteigende Reihe in die Hand gegeben, an welcher wir in vollster Klarheit die vorhin angedeuteten Entwicklungstadien verfolgen können.

Gehen wir von der uns bekannten Anodonta (resp. Unio) aus, so erhalten wir als zweites und nächstes Stadium dasjenige Verhalten, welches der Querschnitt von Scrobicularia, — mithin einer im System ziemlich fern stehenden Form, — in exquisitester Weise liefert. Wir sehen ein Bild, das man, spräche nicht die geringere Entwicklung und Massenhaftigkeit der Gewebe dagegen, sehr wohl für der Anodonta entnommen ansehen könnte; alle Leisten liegen noch in einer Ebene, jede einzelne zeigt fast genau dieselben Verhältnisse, wie wir sie oben kennen lernten und auch das Lamellengewebe scheint, soweit ich darüber urtheilen kann, ganz dieselben Verhältnisse zu bieten; auffallend ist nur die grössere Constanz der Wassercanälchen, — entweder man bekommt Bilder, in denen sämmtliche Leisten und anschliessende Lamellentheile von einander getrennt sind, oder solche, in denen alle zusammenhängen; die Septa scheinen nur durch Fortsetzung des Gewebes in dem einer Leiste entsprechenden Raum zu Stande zu kommen; auch die Form der Chitinstäbchen stimmt auf dem Querschnitt vollkommen mit der von Anodonta überein (vgl. Fig. 13).

Das dritte Stadium zeigt uns Pholas; bei vollständiger Uebereinstimmung im Bau der Leisten macht sich bereits eine leichte

wellige Erhebung bemerklich, — das erste Auftreten sekundärer Leisten. Hier bereits sehen wir das oben angedeutete Gesetz ausgeprägt, dass jede sekundäre Leiste die primären Leisten über einem Interseptalraum umfasst; hier liegen zwischen je zwei Septen ungefähr 20 primäre Leisten; von den Eigenschaften des Lamellen- und Septengewewebes kann ich bei dem schlechten Erhaltungszustand meiner Exemplare Nichts mittheilen, — auffallend ist jedoch das Ueberwiegen der Leisten vor den andern Gewebstheilen. Die Chitinstäbchen übertreffen die von Anodonta in Etwas an Grösse, auch zeigen sie zum ersten Mal das Verhalten, dass sie oben dicht zusammenstossen und also leicht als ein einziger, solider Stab angesehen werden können, — Behandlung mit Kalilauge lässt aber die Zweitheilung sofort scharf hervortreten (vgl. Fig. 14).

Als Repräsentant eines vierten Stadiums erscheint Venus. Sie zeigt bereits deutlich ausgesprochene sekundäre Leisten, doch ist der Bau sämmtlicher einzelnen primären Leisten noch vollkommen gleich; die Aehnlichkeit derselben mit den bisher betrachteten ist unverkennbar, wiewohl auch hier die Chitinstäbchen eine etwas andere Modification darstellen; in dem Zusammenstossen ihrer oberen Spitzen gleichen sie den eben geschilderten von Pholas. Ueber das Lamellengewebe vermag ich nichts anzugeben, interessant ist nur der Umstand, dass in die Interseptalräume Röhren hineinragen, die constant vorkommen und die ich nur als grosse Blutgefässe zu deuten weiss. An Venus schliesst sich unmittelbar Mya an, welche etwas höhere Sekundärleisten besitzt. Der Bau jeder einzelnen hat in jeder Beziehung, auch was die Chitinstäbchen anbelangt, grosse Aehnlichkeit mit Venus (vgl. Fig. 15 u. 16).

Das nächste, fünfte Stadium liefert in sehr exquisiter Form Ostrea. In jeder sonstigen Beziehung die vollste Uebereinstimmung mit dem Stadium von Venus und Mya darbietend, zeigt sie doch einen wesentlichen Fortschritt in der Differenzirung besondrer Leisten im Wellenthal; noch ist der Unterschied freilich sehr gering; ein etwas stärkeres Hervorragen der Wellenthalleiste und eine Verdickung ihrer Chitinstäbchen etwa aufs dreifache, — das ist Alles; aber wir erkennen hier doch schon den Grund gelegt zu jenen Differenzirungen, die von nun an eine solche Rolle spielen. Wir sehen auch hier noch eine sehr bedeutende Aehnlichkeit mit dem Habitus der bisher betrachteten Primärleisten. Die Septa gehen hier nicht an der Einsenkung zwischen je zwei Sekundärleisten von einer Lamelle

zur andern, sondern unregelmässig mit Ueberspringung von einer oder zwei solcher Stellen, ein Verhalten, welches uns wohl aber an der Richtigkeit des oben ausgesprochenen Gesetzes nicht irre machen kann. Ich bemerke übrigens, dass das Lamellengewebe der Ostrea, welches ich, wie erwähnt, in Ueberosmiumsäure untersuchen konnte, zwar keine so colossale Ausbreitung zeigt, wie wir sie besonders in den Septen von Anodonta fanden, aber in allen wesentlichen Punkten völlig übereinstimmt; es erstreckt sich diese Uebereinstimmung auch auf das Epithel, welches in vollkommen homologer Weise z. B. die einfach durchbohrten Zellen aufweist (vgl. Fig. 17).

Mit Ostrea harmonirt in allen wesentlichen Punkten Solen, bei der ich ebenfalls an aussergewöhnlich gut conservirten Spiritusexemplaren das typische lakunäre Bindegewebe der Najadenkieme mit Sicherheit zu diagnosticiren vermochte. Die Septa stehen hier regelmässig, dem oben angegebenen Gesetze folgend (vgl. Fig. 18).

Die nahe verwandte Form Solenocurtus repräsentirt ein sechstes Stadium. Bei sonst vollkommener Uebereinstimmung mit Solen sind die sekundären Leisten bedeutend höher geworden; die Septa überspringen auch hier immer eine sekundäre Leiste. Ebenso verhält sich Cardium, das sich auch sonst dem vorhergehenden völlig anschliesst. Bei beiden zeigen die Chitinstäbchen der gewöhnlichen Leisten noch grosse Aehnlichkeit mit Venus etc.; die der Wellenthalleiste stimmen mit Ostrea noch fast ganz überein (vgl. Fig. 19).

Eine relativ sehr bedeutende, jedenfalls wohl durch weitere vergleichende Untersuchungen auszufüllende Lücke ist nun zwischen dieser Stufe und der nächsten, siebenten zu constatiren, für welche Pinna ein vortrefflicher Repräsentant ist; während bisher stets auch die Wellenthalleiste dem Habitus aller andern im Wesentlichen entsprach, bemerken wir hier plötzlich die Abwesenheit einer Wellenthalleiste überhaupt; die Tiefe der Einsenkung zwischen je zwei Sekundärleisten wird zwar ebenfalls durch das Chitinskelett ausgefüllt, diess hat sich aber wesentlich differenzirt; wir finden jetzt einen nach oben concaven Bogen, der sich in Kalilauge ebenfalls als paarig erweist, und nur von einer einfachen (Flimmer ?) Epithellage bedeckt erscheint; darunter liegt dann noch je ein, ebenfalls querdurchschnittenes Bündel von anscheinend muskulöser Substanz. Das Bild stellt sich also so dar, dass die, die Sekundärleiste bekrönenden primären Leisten über der Einsenkung plötzlich aufhören und einer, in der oben geschilderten Weise differenzirten Chitinskelettbildung

Platz machen. Der Habitus der primären Leisten zeigt nichts aussergewöhnliches; die Stellung der Septa ist vollkommen regulär (vgl. Fig. 20).

Ebenfalls noch nicht ganz vermittelt ist der Uebergang von hier zum achten Stadium, dem Stadium der fasrigen Auflösung der Kieme, wie sie uns Pecten zeigt. Leider ist gerade hier meine Untersuchung besonders lückenhaft geblieben; es ist mir an den mir zu Gebote stehenden Exemplaren nicht gelungen, genügende Querschnitte durch einen isolirten Faden zu legen, — bei der ausserordentlichen Zartheit und Vergänglichkeit dieser Gebilde wäre jedenfalls eine besonders gute Conservirung nothwendig. Einigermassen aufgewogen wird aber dieser Mangel dadurch, dass ich im Stande war, die Kiemenbasis, wo bekanntlich die Fäden noch verbunden sind, auf Querschnitten zu untersuchen; und die hier erzielten Resultate passen so gut in die bisher verfolgte Entwicklungsreihe, dass sie doch eingeschaltet werden mögen. Der Querschnitt der Kiemenbasis zeigt nämlich auf das allerschönste eine ganz enorme Differenzirung des sekundären Kiemenskeletts. Dasselbe ist von der Tiefe der Einsenkung aus noch weiter herabgedrückt und durchsetzt nun in einer sehr merkwürdigen Form das Lamellengewebe in seiner ganzen Dicke. Die Sekundärleisten sind sehr schön ausgebildet; die primären Leisten scheinen nicht mehr als solche vorhanden zu sein; es machte vielmehr den Eindruck, als würden die sehr deutlich ausgeprägten Chitinstäbchen von gleichmässigem epitheltragendem Gewebe überzogen. Septa gehen von jeder Einsenkung zur andern Lamelle hinüber. — Die Frage, wie die Zerfaserung der Kieme in einzelne Fäden zu Stande kommt, vermag ich endgültig nicht zu entscheiden, sehr wahrscheinlich ist mir aber, dass die secundären Stäbchenpaare sich in der Mitte spalten und dadurch ein Auseinanderweichen der sekundären Leisten herbeiführen; denn das ist eine Thatsache, von der man sich sehr leicht überzeugen kann, dass ein Kiemenfaden wirklich einer sekundären Leiste homolog ist. Lima scheint, soweit ich sie untersucht habe, ein völlig identisches Verhalten zu bieten (vgl. Fig. 21).

Wir haben somit hier in aufsteigender Reihe den Höhepunkt der Kiemendifferenzirung erreicht; eine Form aber ist vorläufig noch fortgelassen worden, da sie einen Entwicklungsgang nach einer etwas andern Richtung einschlägt, nämlich Mytilus. Die Mytiluskieme ist schon vielfach Gegenstand des Streites gewesen; ich sehe

von einer Geschichte desselben, die hier viel zu weit führen würde, ab und begnüge mich, in kurzen Worten meine eigene Ansicht mitzutheilen. Soviel ich sehen kann entspricht je ein Faden der jä bekanntlich auch zerfaserten Mytiluskieme nicht, wie wir es bei Pecten sahen, einer sekundären, sondern einer primären Leiste. Wir erhalten auf dem Querschnitt jedes Fadens zu innerst die ungefähr Oförmig gestalteten, ein Blutgefäss einschliessenden sehr membranösen Chitinstäbchen. Aussen werden dieselben von einer minimalen (ob blutführenden?) Gewebsschicht umgeben, an welche sich dann sofort das Flimmerepithel anschliesst; jeder Faden ist sehr platt und schon früher, auch was den Querschnitt betrifft, richtig mit einer Messerklinge verglichen worden. Es lassen sich an jedem Faden die beiden Lamellen unterscheiden, häufig durch kurze muskulöse Septen verbunden. Zu bemerken ist noch, dass die Fäden auch untereinander vielfach zusammenhängen; doch kommt dieser Zusammenhang nicht durch Muskelbänder oder dgl. zu Stande, sondern lediglich dadurch, dass auf Anschwellungen stehende, sehr grosse und starre Wimpern in entsprechende des nächsten Fadens, wie die Borsten zweier aufeinander gelegter Bürsten, hinübergreifen. Für Mytilus kann also wie man sieht, noch am ehesten die alte Williams'sche Anschauung Geltung haben; jedenfalls wird hier die Hauptmasse der Blutgefässe durch den Stäbchenkanal gebildet; Mytilus ist aber eine in dieser Beziehung so aberrante und alleinstehende Form, dass wir sie nur als Ausnahme betrachten können und ihr jeden Werth für die Theorie absprechen müssen (vgl. Fig. 22).

Es bleibt noch ein weiteres Verhältniss zu erwähnen, nämlich das der Chitinstäbchen an Basis und freiem Rand; und hier treffen wir nun die vollkommenste Uebereinstimmung mit Anodonta. Die Chitinstäbchen sämmtlicher von mir untersuchter Formen entspringen genau ebenso in der arkadenförmigen Bogenreihe, — auch das Zusammentreten je zweier benachbarten Schenkel in eine Leiste findet überall in genau derselben Form statt; selbst der sonst so widerspenstige Mytilus lässt sich bequem in dieses Schema bringen und beweist dadurch, dass in der That seine Fäden einer primären Leiste homolog sind (vgl. Fig. 24 u. 25). Auch das Verhalten am freien Rande scheint fast immer dem bei Anodonta zu entsprechen. Ich habe stets die Chitinstäbchen in ganz derselben Weise enden sehen, — Umbiegungen in derselben Lamelle, wie sie Williams beschreibt und zeichnet, sah ich niemals. Eine Ausnahme machen bloss die äusseren

Kiemen von Cardium, bei denen in der That auch die Chitinstäbchen auf die andere Lamelle hinunterzubiegen scheinen; es entspricht diess Verhalten dem, was man als »halbe« oder auch (mit Williams) als »einfache« Kieme bezeichnen kann. Bei Pinna, also einer Form mit schön differenzirtem secundären Chitinskelett sieht man auf Längsschnitten auch diess in der von Anodonta bekannten Weise am freien Rande endigen (vgl. Fig. 23). Uebrigens bedarf gerade diese Stelle der Lamellibranchiatenkiemen noch einer eingehenden Untersuchung; es ist, aus leicht begreiflichen Gründen, sehr schwer, sich von diesen Verhältnissen ein richtiges Bild zu machen.

Nochmals aber sei hervorgehoben, dass sich wesentliche Unterschiede von dem bei Anodonta erkannten Verhalten auch hier nicht vorfinden, dass sich vielmehr Alles mit grösserer oder geringerer Leichtigkeit, in der zu Anfang angedeuteten Weise, auf jenen Urtypus der Lamellibranchiatenkieme zurückschematisiren lässt.

Ziehen wir nun die Summe aller voraufgegangenen Betrachtungen, — und ich hoffe, dass wir diess trotz aller Lücken und Mängel im Einzelnen, doch bereits mit einiger Sicherheit vermögen, — so werden wir zu der Ueberzeugung kommen, dass wir, im Gegensatz zu den bisher geltenden Ansichten, die Kiemen der lamellibranchiaten Mollusken definiren können als

> bindegewebige, in lakunären Räumen blutführende Platten, mit innerem, aus parallelen, geraden, soliden Stäben bestehendem Chitin(?)skelet, und durchzogen von zahlreichen, der Aufnahme respiratorischen Wassers dienenden Canälen.

Als Prototyp hierfür galten uns die Athmungsorgane der Najaden, die eine äusserst massenhafte Entwicklung des lakunären Bindegewebes boten und sich als dicke Platten darstellten, als höchste Differenzirung die Kiemen der Pectiniden einerseits, die von Mytilus in etwas aberranter Richtung.

Eine hierbei nicht zu umgehende Frage ist nun die: In welcher Weise hat man sich die historische Entwicklung der Kiemen unserer Thiere zu denken? Nimmt der Najadentypus phylogenetisch, — oder vielmehr organogenetisch, — in der That die niederste Stelle ein, oder ist nicht vielmehr, wie bei den Gasteropoden, auch hier die fadenförmige Kieme das Urbild?

Eine endgiltige Entscheidung dieser Frage ist, wie mir scheint, vorläufig noch nicht zu geben; eine weitere Ausdehnung vergleichend embryologischer Forschungen wäre hier unumgänglich nöthig. A priori dürfte man wohl geneigt sein, die Fadenkiemen als die älteren und ursprünglicheren zu betrachten, — also entweder die Formen von Mytilus oder von Pecten zu Grunde zu legen; denn in der That zeigen diese, wenigstens in ihrem äusseren Habitus grosse Aehnlichkeit mit den Kiemen andrer Wirbellosen, besonders also der Schnecken. Trotzdem halte ich dafür, dass man in ihnen die höchsten Formen zu suchen hat. Zunächst ist die Aehnlichkeit im äussern Bau, die sie mit Gasteropodenkiemen zeigen, auf die inneren, histiologischen Eigenthümlichkeiten nicht im Mindesten ausgedehnt; das hoch differenzirte Chitinskelett besonders steht in gar keinem Zusammenhang mit den äusserst einfachen Verhältnissen, von denen ich mich z. B. bei Patella überzeugte, bei der es sich nur um eine blutführende Hautausstülpung handelt. Und auch im Vergleich zu Anodonta erscheint das Kiemenskelett der Pectiniden doch unstreitig als bedeutend höhere Ausbildungsstufe. Erwägt man ferner, dass Pecten in Bezug auf alle andren Organe (z. B. die Sinnesapparate) eine höhere Differenzirung zeigt als Anodonta; dass die Umspülung der Kiemenfäden hier augenscheinlich eine energischere ist, als sie bei den flächenhaft ausgebreiteten der anderen Muscheln stattfinden kann; dass eine membranöse Entwicklung der Integumentgebilde überhaupt, wenn ich mich so ausdrücken darf, mehr im ursprünglichen Bauplane, in der Idee unserer Thiere zu liegen scheint (Schaale, Mantel, Kieme) und dass diess Verhältniss wohl auf einen Flächenkiemer als Stammvater der ganzen Gruppe deutet; und dass schliesslich Stepanoff[1]) an Cyclas, — das einzige wohl konstatirte Beispiel, — eine flächenhafte Entwicklung der Kiemen unzweifelhaft gemacht hat, — erwägt man diess Alles, so wird man doch vielleicht mehr auf die Seite der oben vorgetragenen Meinung neigen. Immerhin kann, wie gesagt, vorläufig der Gedanke einer späteren Concrescenz der Fadenkiemen, — freilich wohl als

1) Arch. f. Zool. 1865. Ich will bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass Stepanoff auch einen Querschnitt der Anodontenkieme, — den einzigen bisher publicirten, — abbildet, leider ohne textliche Bemerkungen. Trotz der mangelhaften Ausführung der Zeichnung, wird man unschwer die Uebereinstimmung mit allen von mir gemachten Angaben herausfinden.

regressiver Vorgang, — nicht absolut ausgeschlossen werden, und besonders möchte ich betonen, dass die oben aufgeführte, rein empirische Stufenreihe zunächst keinen andern, als praktischen Werth, zur leichteren Uebersicht der Verhältnisse haben soll; es ist unzweifelhaft, dass wir es hierbei nicht mit der fortlaufenden historischen Reihe der Organogenie zu thun haben, sondern dass selbstständige Anpassungen eine grosse Rolle dabei spielen. Es geht diess schon daraus hervor, dass in jener Reihe von einer Beobachtung des Systems keine Spur zu finden ist, — wechseln ja selbst Asiphonia und Siphoniaten in bunter Regellosigkeit!

Man wird also, wie mir scheint, am richtigsten die Entscheidung der Frage nach der phylogenetischen Entwicklung vorläufig aufschieben, und sich zunächst mit der oben gegebenen Definition bescheiden, den Gedanken an eine histiologische Vollkommenheit unserer Organe im Sinne Langer-v. Hessling's aber ebensowohl wie den an eine so stark complicirte Struktur, wie sie Williams angab, vollkommen fallen lassen müssen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI u. XXXII.

Fig. 1. Querschnitt durch die Kieme von Anodonta, ungefähr in der Mitte. Vergr. Gundlach V. Oc. O halbschematisch.

a Interlamellarraum. b Die zu demselben führenden Wassercanäle, bei b_1 schräg durchschnitten. c Eine Kiemenleiste mit dem venösen Gefäss d und den Chitinstäbchen e. f Septum, bei f_1 mit dunkler Masse injicirt, g elastische Fasern darin. h Die Kiemenvene, i Kiemenarterie. k Zeigt das Lamellengewebe mit einer hellen durchsichtigen Masse injicirt, k_1 eine ebensolche Injektion, die nach rascher Unterbrechung nur den arteriellen Bezirk erfüllt hat. — Das überall angegebene Epithel ist nur auf den Leisten flimmernd dargestellt.

Fig. 2. Flächenschnitt durch die Kieme von Anodonta. Obj. V. Oc. O. halbschematisch.

b Die quergeschnittenen Wasserkanäle. k Das Lamellengewebe, zum Theil injicirt dargestellt, um die Langer'schen Pseudokapillaren zu zeigen.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Kiemenleiste und das unmittelbar anstossende Lamellengewebe. Obj. VII. Oc. O.
bk Bindegewebskörperchen, in den Balken lagernd und von Pigment umgeben. bl Blutkörperchen in den lakunären Räumen. — cz Die Cylinder-, ez die »einfach durchbohrten«, fz die flachen Zellen des Flimmerepithels. Die übrigen Bezeichnungen wie oben. — Härtung in 1% Osmiumsäure.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Kiemenleiste. Obj. VII. Oc. II.
s Das Schleimgewebe der Leisten mit den Faserzügen und Bindegewebskörperehen, l hier die Chitinstäbchen .Sonst alle Bezeichnungen wie oben. — 1% Osmiumsäure.

Fig. 5. Aus einem Querschnitt durch ein Septum. Obj. VII. Oc. II.
p Die elastischen Fasern. pi Das Pigment, bgw die Bindegewebsbalken. pr Die Protoplasmahäutchen. Sonst wie oben. 1% Osmiumsäure.

Fig. 6. Querschnitt durch zwei benachbarte Leisten, um die Muskulatur zu zeigen. Obj. V. Oc. O.
m_1 Die tiefere, horizontale, m_2 die höhere, diagonale Faserschicht. 1% Osmiumsäure.

Fig. 7. Ansicht zweier Chitinstäbchen mit der Muskulatur von oben. Mazeration in Kalilauge.

Fig. 8. Verschiedene Zellformen der Anodontenkieme. Obj. VII. Oc. O. Zerzupfungspräparat aus $^1/_{10}$% Osmiumsäure.
a Die einfach durchbohrten, b die cylindrischen Zellen, c, d, e verschiedene Uebergänge zur kubischen und flachen Form.

Fig. 9. Sehr oberflächlicher Flächenschnitt durch die Kiemenbasis, um den Ursprung der Chitinstäbchen zu zeigen. Obj. V. Oc. O. 1% Osmiumsäure.
fl die sog. Flimmerrinnen zwischen zwei Leisten, kv die Kiemenvene. Sonst alle Bezeichnungen wie früher, c eine Leiste, d die Leistenvene, e die Chitinstäbe.

Fig. 10. Längsschnitt durch den freien Kiemenrand. Obj. V. Oc. O. 1% Osmiumsäure.
l Das Lamellengewebe, alle anderen Bezeichnungen wie oben.

Fig. 11—22. Querschnitte durch die Kiemen verschiedener Lamellibranchiaten, sämmtlich schematisch. In allen sind die Chitinstäbchen schwarz gezeichnet. Vergr. Obj. III. Oc. I.
Es sind entnommen:

Fig. 11. Anodonta anatina.
Fig. 12. Unio pictorum.
Fig. 13. Scrobicularia. sp.
Fig. 14. Pholas dactylus.
Fig. 15. Venus. sp.
Fig. 16. Mya arenaria.

Fig. 17. Ostrea edulis.
Fig. 18. Solen vagina.
Fig. 19. Cardium edule.
Fig. 20. Pinna nobilis.
Fig. 21. Pecten varius.
Fig. 22. Mytilus edulis.
Fig. 23. Längsschnitt durch den freien Rand der Kieme von Pinna nobilis. Obj. V. Oc. O.
a Der Interlamellarraum, e_1 die primären, e_2 die sekundären Chitinstäbchen.
Fig. 24. Ursprung der Chitinstäbchen bei Ostrea edulis, Mazeration in Kalilauge. Obj. V. Oc. O.
Fig. 25. Ursprung der Chitinstäbchen bei Mytilus. (Kalilauge.) Obj. V. Oc. O.
Fig. 26. Querschnitte durch die Chitinstäbchen verschiedener Formen, mit schematischer Andeutung ihres Verhältnisses zur Kiemenleiste. Obj. V. Oc. II.
a Anodonta. b Pholas. c Ostrea. d Primärer Stab von Pinna. e Venus. f Sekundärer Stab von Pinna. g Primärer, h sekundärer Stab von Pecten.
Fig. 27. Querschnitt durch einen Kiemenfaden von Mytilus edulis.

Ueber den feineren Bau der Giftdrüse der Naja haje.

Von

Dr. **Carl Emery**

in Neapel.

Hierzu Tafel XXXIII.

In einer früheren Arbeit [1]), habe ich mich mit dem Studium des Giftapparates der Vipera Redii befasst und gelegentlich auch die Resultate meiner anatomischen und histologischen Untersuchungen über Cerastes und Echis mitgetheilt; ich hatte aber kaum mein Manuscript versendet, als ich die vortreffliche Arbeit des Professor Leydig über die Kopfdrüsen der Schlangen erhielt, in welcher übrigens meine Ansichten über den feineren Bau der Vipera-Giftdrüse bestätigt und vervollständigt sind.

Professor Panceri, der sich immer wohlwollend für meine Studien interessirte, bot mir die Gelegenheit, den Giftapparat der Naja haje zu untersuchen, indem er die Güte hatte, mir während seines Aufenthaltes in Cairo, im Anfang 1873, ein lebendes Exemplar dieser Schlange zu senden. Es sei mir gestattet, ihm hier meinen aufrichtigsten Dank zu sagen. Nachdem ich das Thier getödtet und die groben anatomischen Verhältnisse der Drüse und der benachbarten Theile untersucht hatte, wurde die eine Drüse in absolutem Alkohol gehärtet, die andere in verdünnte Essigsäure gelegt, um die dichte Bindegewebskapsel zu erweichen und durchsichtig zu machen, und so die gröbere Eintheilung der Giftdrüse und den Verlauf der Nerven untersuchen zu können. Später bekam ich von Professor Panceri ein Spiritus-Exemplar derselben Schlange,

1) Studii anatomici sulla Vipera Redii; Memorie della Società Italiana di Scienze naturali, III. Milano 1873.

dessen Giftdrüsen ich zur Bestätigung und Vervollkommnung einiger schon gewonnenen Resultate verwerthete.

Die groben Verhältnisse der Giftdrüse und der naheliegenden Muskeln werden von Duvernoy ausführlich beschrieben; nur muss ich noch einen kleinen Muskel erwähnen, der bis jetzt unbeachtet blieb, nämlich den von mir in der Vipera entdeckten M. post-orbito-mandibularis, welcher sich bei Naja haje stark entwickelt vorfindet.

Ueber den feineren Bau der Giftdrüse sind mir, ausser den Untersuchungen von J. Müller, in der Literatur keine anderen bekannt. Derselbe drückt sich darüber in folgender Weise aus[1]:

„ . . . . In sectione glandulae perpendiculari et longitudinali, nudo jam oculo, magna tubulorum copia apparuit, qui recti inde ab inferius decurrente ductu excretorio ascendentes, alii juxta alios conferti, absque ramificatione ulla, oblique versus superficiem glandulae decumbunt. Sectio per glandulam plurimos simul tubulos medio dissecuit, altero alteroque incolumi. Superficie sectionis aqua pure abluta et microscopio visa certior fio, tubulos a ductu excretorio ascendentes, in superficie glandulae externa coecis finibus terminari, intus vero ex parietibus cellulosis seu spongiosis constare. Sectio per tubulos transversa lumina regulariter disposita monstrabat“ . . . .

Wie aus dem Texte klar ersichtlich ist, machte J. Müller keine sehr eingehenden Untersuchungen, und begnügte sich damit, einige verticale Schnitte durch die Drüse zu führen und die so gewonnenen Schnittflächen genau zu besichtigen, wobei er auf den richtigen Schluss eines besonderen, rein tubulären Baues der Drüse kommt, und eine schwammige Structur der inneren Röhrchenwand erkennt. Ferner erwähnt er, dass die Drüsenschläuche vom Ausführungsgang sich ganz ohne Theilung bis zu der Oberfläche des Organs erstrecken. Die Struktur der Naja-Giftdrüse ist aber eine viel complicirtere, als sie von J. Müller erkannt wurde, und es bedarf einer besonders sorgfältigen und eingehenden Untersuchung, um den ganz eigenthümlichen Bau derselben vollständig klar zu erkennen.

Die Giftdrüse überragt nach hinten die Commissur der Lippen; ihr Ende ist abgerundet und nach unten fast hakenförmig ge-

1) De Glandularum secernentium structura penitiori. Lipsiae 1830 pag. 56. Tab. VI. fig. 2.

bogen, wie Duvernoy richtig beschrieben und abgebildet hat; sie ist fast walzenförmig und lässt sich in zwei fast gleich lange Abtheilungen scheiden, welche schon von Aussen dadurch erkannt werden können, dass der vordere Theil einen dünneren, der hintere einen dickeren Cylinder darstellt; bei oberflächlicher Betrachtung scheint aber der vordere Theil dicker, als er in der That ist, weil er in seiner ganzen Länge durch Bindegewebe dicht an die Oberlippenschleimdrüsen angeheftet ist. Die ganze Drüse ist von einer sehr dicken und dichten sehnigen Bindegewebskapsel umgeben, welche nicht wie bei Vipera zum Theil aus zwei, zwischen sich einen serösen Raum einschliessenden Blättern besteht, sondern überall einfach ist. Es besteht indessen ein weiter, nicht scharf begrenzter Lymphraum zwischen der Giftdrüse und der darunterliegenden oberen Wand der Mundhöhle.

Fertigt man einen dünnen Querschnitt aus der Mitte des hinteren Theiles der Giftdrüse (z. B. in $\beta\beta$ Fig. I), so lassen sich gleich bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung zwei Zonen im Drüsenparenchym unterscheiden: eine centrale, gegen unten und innen gelegene, in welcher sich unregelmässige Oeffnungen befinden, die von dicken Bindegewebsscheidewänden getrennt und inwendig von Cylinderepithel bekleidet sind; eine periphere, oben breitere, unten schmälere, welche wie ein zartes Maschenwerk aussieht, dessen weite Oeffnungen von schmalen Bindegewebswänden gebildet und von einschichtigem Pflasterepithel überzogen werden. Diese beiden Zonen sind nicht scharf getrennt, sondern gehen allmählig in einander über, so dass sowohl in der Form der Löcher, als in der Dicke der Scheidewände und in der Natur des Epithelüberzuges zahlreiche Uebergangsstufen zu finden sind. Nicht weit von der unteren Grenze der centralen Zone läuft der gemeinschaftliche Ausführungsgang, welcher im Durchschnitt eine nach oben concave halbmondförmige Gestalt besitzt (Fig. II, a).

Wird der Querschnitt nicht weit von dem Ende der Giftdrüse geführt (z. B. in $\alpha\alpha$ Fig. I), so sind auf demselben die centrale Zone und der Ausführungsgang nicht zu sehen, sondern die ganze Fläche des Schnittes besteht aus dem der äusseren Zone zugehörigen Maschenwerk.

Je mehr die Stelle, wo der Schnitt geführt wird, sich dem vorderen Theil der Drüse nähert, desto mehr nimmt verhältnissmässig die centrale Zone an Ausdehnung zu, bei gleichmässiger

Abnahme der peripheren. Zugleich gewinnt der Querschnitt des Ausführungsganges einen grösseren Umfang und eine mehr hufeisenförmige Gestalt, indem seine Concavität tiefer wird; der Rand des in sein Lumen ragenden Vorsprungs, welcher anfänglich nur, der Einmündnng der Drüsenschläuche entsprechend, mehrfach eingekerbt war, wird nach und nach deutlich gelappt.

Wenn nun der Querschnitt im Anfange des vorderen Theiles der Drüse fällt (in $\gamma\gamma$ Fig. I), so ist keine Spur der peripheren Zone mehr zu finden; im weiten Lumen des Ausführungsganges sieht man den Durchschnitt des hervorragenden Theiles als eine gestielte und mehrfach gelappte Papille, in deren Innerem sich einige Oeffnungen finden, die den letzten Rest der centralen Substanz darstellen, d. h. die letzten Sammelkanäle, welche noch aus der hinteren Drüsenabtheilung stammen. Rings um das Lumen des Ausführungsganges erscheint aber eine neue Drüsensubstanz, welche sich sogleich als aus kurzen, weiten, verzweigten Schläuchen zusammengesetzt zu erkennen gibt, die inwendig von Cylinderepithel bekleidet sind. Diese Schläuche und das dieselben überziehende Epithel sind aber von den analogen Gebilden aus der hinteren Drüsenabtheilung ganz verschieden, und zeigen dagegen einen mit dem der Oberlippenschleimdrüsen vollkommen übereinstimmenden Bau. Nach unten und innen erscheinen im Durchschnitt die Oberlippenschleimdrüsen, falls sie nicht vorher abgetrennt worden sind (Fig. III).

Wird endlich der Schnitt noch mehr nach vorn angefertigt (in $\delta\delta$ Fig. I), so ist keine papillenförmige Hervorragung mehr vorhanden, und der Ausführungsgang erscheint mit seinem offenen ovalen Lumen, von Drüsenlappen umgeben, deren Einmündungsstellen leicht getroffen werden können. Die Oberlippenschleimdrüsen erscheinen im Schnitte immer dichter an die Scheide der Giftdrüse durch Bindegewebe angeheftet (Fig. IV).

Das Bindegewebe, welches die Kapsel der Giftdrüse bildet, ist von derber, sehniger Beschaffenheit und enthält wenige und sehr kleine, pigmentlose Zellenelemente. In der Giftdrüse der Vipera unterscheidet Leydig mit Recht zwei Arten Bindegewebe: ein dichteres, sehniges, welches die Drüsenkapsel und die Hauptsepta bildet, und ein lockeres, mehr zellenreiches, welches die Drüsenschläuche umspinnt. Diese letztere Form des Bindegewebes deutet Leydig als ein System von lymphatischen Interstitien. In der

Naja-Giftdrüse kann überhaupt von einer solchen Scheidung nicht die Rede sein. Die feinsten Septa haben dieselbe sehnige Beschaffenheit der Kapsel, und quellen in verdünnten Säuren stark auf. In dem vorderen Theile der Giftdrüse scheint das Bindegewebe etwas weniger dicht zu sein und enthält mehr Zellen. Hier treten aber zwischen den Drüsenlappen, welche in die vordere Abtheilung des Ausführungsganges in regelmässigen Reihen münden, weite, von Endothel bekleidete Räume auf, welche ich vorläufig als muthmassliche Lymphräume deuten möchte (Fig. IV, c).

In den Schnitten sieht man oft Nervenfasern, welche, wie bei Vipera, von einem mächtigen Zweige des zweiten Astes des Trigeminus stammen, der in die Drüsenkapsel eindringt. Ein bedeutendes Nervenbündel läuft in der Kapsel der vorderen Drüsenabtheilung, dem Ausführungsgang parallel, ohne an die Drüse selbst Zweige abzugeben; andere feinere Bündel dringen zwischen die vorderen Drüsenlappen und versorgen dieselben mit Nervenfasern. In dem hinteren Theile der Giftdrüse sind nur sehr feine, aus wenigen Fasern bestehende Nerven zu finden.

Ebendaselbst zeigt sich in der centralen Zone ein Cylinderepithel; die Cylinderzellen sind sehr klein, besitzen ein auffallend homogenes und durchsichtiges Protoplasma und einen kleinen, der Basis nahe liegenden, stark granulösen Kern, in welchem ich kein Kernkörperchen wahrnehmen konnte (Fig. V); wenn man in einem Querschnitte von dem Ausführungsgang nach der Peripherie die Epithelien untersucht, so sieht man, dass die Zellen bald anfangen, kleiner und kürzer zu werden (Fig. VI), bis sie endlich nicht einmal so hoch als breit sind, also ein Pflasterepithel darstellen (Fig. VII und VIII). Dieses Epithel behält indessen mehrere Eigenschaften des centralen Cylinderepithels: der Zelleninhalt ist vollkommen durchsichtig und die kleinen Kerne liegen dicht an der Basis der Zellen, so dass sie in Carminpräparaten bei geringer Vergrösserung einen rothen Streifen an der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe bilden; desshalb würde dieses Epithel vielleicht richtiger als ein abgeplattetes Cylinderepithel wie als ein eigentliches Pflasterepithel gedeutet.

Im vorderen Theile der Giftdrüse finden wir auch ein Cylinderepithel; dessen Zellen sind aber etwas grösser, besitzen grössere, nicht so körnige Kerne, in denen ein Kernkörperchen immer scharf und deutlich zu sehen ist. Dieses Epithel stimmt mit dem der be-

nachbarten Oberlippenschleimdrüsen vollkommen überein und möchte ich desshalb die Lappen der vorderen Giftdrüsenabtheilung als accessorische Schleimdrüsen bezeichnen. Diesen Satz unterstütze ich noch dadurch, dass ich in ihrem Epithel, wie in dem der Oberlippenschleimdrüsen, kugelförmig geschwollene Zellen gefunden habe, mit an die Wand gedrängtem Kerne (Fig. IX, a). Es seien diese Zellen natürliche Formen oder Kunstproducte, immer scheinen sie mir für die Identität der genannten Drüsen eine nicht unbedeutende Beweiskraft zu besitzen, da ich in ganz gleich behandelten Präparaten aus dem hinteren Theile derselben Giftdrüse niemals solche Zellen zur Ansicht bekommen habe.

Das Epithel des Ausführungsganges ist ebenfalls ein cylindrisches und theilt die Eigenschaften der benachbarten Drüsenepithelien; nur ist der Zelleninhalt nicht homogen und durchsichtig und färbt sich in Carminlösung.

An longitudinalen und schrägen Schnitten der Giftdrüse ist oft leicht zu erkennen, dass der hintere Theil der Drüse exquisit aus Röhrchen zusammengesetzt ist, welche von dem Ausführungsgange schräg nach rückwärts gegen die Kapsel steigen und sich unterwegs mehrfach spitzwinkelig theilen. Zugleich wird es besonders an Längsschnitten klar ersichtlich, dass der dem Ausführungsgang zugewendete (also der centralen Zone des Querschnittes entsprechende) Theil eines jeden Schlauches inwendig nicht glatt ist, — sondern dass aus den Wandungen dünne Vorsprünge in das Lumen hineinragen, welche mit einander anastomosiren und das schwammige Aussehen der inneren Wand der Drüsenschläuche bedingen, welches von J. Müller schon richtig bemerkt worden ist. Allmählig geht der centrale Theil des Drüsenschlauches in den längeren peripheren über, welcher ein weiteres Lumen besitzt und dessen Wand nicht mehr schwammig, sondern ziemlich eben ist und nur hie und da einen grösseren oder kleineren Vorsprung zeigt. Die Drüsenschläuche sind sowohl in ihrem centralen wie in ihrem peripheren Theile mehrfach getheilt, was ich nicht nur an Schnitten, sondern auch an durch Maceration isolirten Schläuchen sehen konnte; man kann dieselben also überhaupt nicht mit J. Müller als absque ramificatione ulla bezeichnen. Nirgends ist am hinteren Theile der Naja-Giftdrüse eine Eintheilung in besondere Lappen zu erkennen. Eine schematische Darstellung eines isolirten Drüsenschlauches gibt die Fig. XI.

Es ist oben erwähnt worden, dass der Ausführungsgang im Durchschnitt eine halbmond- oder hufeisenförmige Gestalt zeigt; diese Form wird dadurch bedingt, dass von oben eine longitudinale Wulstung in das Lumen des Ganges hineinragt, deren Oberfläche von der Einmündung der meisten und längsten Drüsenschläuche in den Ausführungsgang durchbohrt wird. An einem geeigneten schrägen Schnitt kann man sehen, wie sich die Schläuche versammeln und dichtgedrängt in das Gewebe penetriren, welches die Concavität des Ausführungsganges füllt (Fig. X). In die untere, convexe Seite des Ausführungsganges münden nur die kurzen und weiten Schläuche, welche an der unteren Drüsenfläche endigen.

Die Structur des vorderen Theiles der Giftdrüse ist eine viel einfachere. In der Mitte läuft der Ausführungsgang mit unregelmässig ovalem Durchschnitte. Ringsum befinden sich einzelne ganz abgesonderte Drüsenlappen, welche aus kurzen, weiten, mehrfach verzweigten Röhren zusammengesetzt sind. Diese Drüsenlappen sind in fünf bis sechs Reihen der Länge der Drüse nach geordnet, und ihre besonderen Ausmündungen öffnen sich in der Wand des gemeinschaftlichen Ausführungsganges der Giftdrüse ebenso in fünf bis sechs ziemlich regelmässigen Reihen. Von hinten ragt in das Lumen des Ausführungsganges ein Vorsprung hinein, der noch Sammelcanäle aus der hinteren Drüsenabtheilung enthält und eine Fortsetzung von deren centraler Substanz darstellt. Nach vorn verengt sich der Ausführungsgang nach und nach ein wenig, und um ihn nimmt die Drüsenschicht an Dicke ab, bis sie endlich vollkommen verschwindet.

Die Giftdrüse der Naja haje zerfällt also in zwei Theile. welche sich anatomisch scharf unterscheiden lassen, obwohl zwischen beiden, wie in Fig. I zu sehen ist, wohl auch Uebergangsstellen zu finden sind. Mir scheint, dass diesen Theilen auch eine besondere physiologische Bedeutung zugeschrieben werden soll, und möchte ich vermuthen, dass der hintere Theil eigentlich als Giftdrüse und Giftbehälter fungirt, während der vordere Theil als ein dem Ausführungsgang zugehöriges Schleimdrüsensystem zu betrachten ist.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII.

Fig. I. Horizontaler Längsschnitt durch die Giftdrüse; halbschematisch; 5 : 1.
 a. Cutis der Oberlippe.
 b. Centrale Substanz der hinteren Giftdrüsenabtheilung.
 c. Periphere Substanz » » »
 d. Ausführungsgang mit den reihenweise geordneten Mündungen der vorderen Drüsenlappen.
 e. Drüsenlappen der vorderen Abtheilung (Schleimdrüsen?).
 f. Oberlippenschleimdrüsen.

Fig. II. Querschnitt durch die Giftdrüse in $\beta\beta$ Fig. I; mediane Hälfte; 20 : 1.
 a. Durchschnitt des Ausführungsganges, von der centralen Zone umgeben.

Fig. III. Querschnitt durch die Giftdrüse in $\gamma\gamma$ Fig. I; 20 : 1.
 a. Durchschnitt des Ausführungsganges, in welchem die Central-Substanz der hinteren Drüsenabtheilung wie eine Papille hineinragt.
 b. Drüsenlappen der vorderen Abtheilung.
 c. Oberlippenschleimdrüsen.

Fig. IV. Querschnitt durch die Giftdrüse in $\delta\delta$ Fig. I; 20 : 1.
 a. Ausführungsgang.
 b. Drüsenlappen, welche in denselben münden.
 c. Lymphräume.
 d. Oberlippenschleimdrüsen.
 e. Epithel der Mundhöhle.

In diesen drei Figuren sind die Epithelien, der Klarheit wegen, stark schattirt.

Fig. V. Cylinderepithel aus der centralen Zone der hinteren Drüsenabtheilung; 230 : 1.

Fig. VI. Uebergang des Cylinderepithels in Pflasterepithel; 230 : 1.

Fig. VII. Pflasterepithel aus der Peripherie der hinteren Drüsenabtheilung; Profilansicht; 230 : 1.

Fig. VIII. Dasselbe Epithel in Flächenansicht; stärkere Vergrösserung; 370 : 1.

Fig. IX. Cylinderepithel aus einer Oberlippenschleimdrüse; 230 : 1.
 a. Kugelförmig geschwollene Epithelzellen.

Fig. X. Aus einem schrägen Schnitte durch die Giftdrüse (hintere Abtheilung), das Convergiren der Schläuche nach der Concavität des Ausführungsganges zeigend. Die Abbildung wurde nach einem etwas dicken Schnitte entworfen, wodurch die schräg durchschnittenen Scheidewände zwischen den Schläuchen zu breit erscheinen; 25 : 1.

Fig. XI. Schematische Darstellung eines isolirten Schlauches aus der hinteren Drüsenabtheilung.

NB. Sämmtliche Abbildungen, mit Ausnahme der Figg. I und XI, wurden, so weit als möglich mit Hülfe der Camera-lucida, nach Carminpräparaten gezeichnet.

Zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereis.

Von

Dr. **Alexander Schultz**
aus Russland.

Hierzu Tafel XXXIV.

Nachfolgende Untersuchung behandelt die Entwickelungsvorgänge des Eis von Torpedo oculata, vom ersten Auftreten des Keimepithels bis zum Uebergang des reifen Eis in den Eileiter, unter besonderer Berücksichtigung derjenigen Eigenthümlichkeiten, welche für das Knorpelfischei bisher noch unerledigt geblieben.

Bei Embryonen, deren Entwickelungsstadium sich zeitlich bemessen lässt, an der erfolgten Abschnürung des Kopftheils, dem bis in den Caudaltheil reichenden Verschluss der Medullarrinne und der Anlage von 16—18 Urwirbeln, tritt zuerst, wie Querschnitte lehren, im Bereich des 12.—14. Urwirbels die von Remak als Mittelplatte bezeichnete Zellengruppe auf. Dieselbe scheidet hier das Mesoderm in einen centralen — der Urwirbelanlage, und einen peripheren — den Seitenplatten entsprechenden Antheil und bildet, die letzteren verbindend, einen gegen die Axe des Embryo gerichteten convexen Bogen. In dieser durch die Mittelplatte begrenzten Region des Embryo trifft man, in der Ausdehnung von 2—3 mikroskopischen Querschnitten, an der Uebergangsstelle der Mittel- in die äussere Seitenplatte, auf eine gleichsam durch Faltung dieser Theile gebildete Ausstülpung der Pleuroperitonealspalte, welche durch alle Stadien der Entwickelung die Grenzen ihres ersten Auftretens nicht überschreitet.

Die vollkommene Indifferenz der die Ausstülpung begrenzenden embryonalen Zellen gestattet zu dieser Zeit noch keine morphologische Orientirung und erst aus nachfolgenden Entwickelungsstadien lässt sich auf die Betheiligung der Ausstülpungen an der Bildung der Urogenitalorgane schliessen. Durchmustert man bei Em-

bryonen, deren Medullarrinnen durchweg geschlossen und deren Abschnürung vom Dotter allseits stattgefunden, die von der ebenbezeichneten Region caudalwärts geführten Querschnitte, so überzeugt man sich von dem unmittelbaren Uebergange der Ausstülpungen in solide Zellenstränge, die bekannten ersten Anlagen der Urnierengänge. Gleichzeitig mit dem Auftreten der Zellenstränge beginnt an einem Theil der die Pleuroperitonealspalte begrenzenden Zellen eine epitheliale Umwandlung, deren grösste Verbreitung auf dem Querschnitt einer halbmondförmigen Linie entspricht, welche medianwärts von der Mitte der visceralen Seitenplatte über die Mittelplatte verläuft und mit ihrem kürzeren Schenkel um ein geringes auf die äussere Seitenplatte übergreift. In dem Maasse, wie die Mittelplatte sich bei fortschreitendem Wachsthum caudalwärts ausbreitet, nimmt in gleicher Richtung auch die epitheliale Bekleidung der Peritonealhöhle an Längsausdehnung zu, während der Quere nach das Epithel überall die oben bezeichneten Grenzen der halbmondförmigen Linie einhält und auch in der Folge nicht auf andere Theile des Peritoneums sich ausbreitet. Ist nunmehr die Anlage des Urnierenstranges im Verlauf der ganzen Leibeshöhle erfolgt, so tritt zunächst in der Umgebung der Ausstülpung eine vom Mesoderm ausgehende Zellenvermehrung auf, welche caudalwärts sich fortsetzend den Urnierenstrang umwächst und denselben allmählich in die Peritonealhöhle vordrängt; es bildet sich dadurch ein in letzteren hineinragender, den Urnierenstrang bergender Zellenwall. Der bisher solide Zellenstrang wandelt sich zum Urnierengang in der Weise um, dass von der Ausstülpung her und in continuirlichem Zusammenhang mit dessen Epithel die centralen indifferenten Zellen des Stranges eine epitheliale Umwandlung erfahren und durch eine kreisförmige Anordnung die Bildung eines Lumens bedingen.

Von nun ab treten der den Urnierengang bergende Zellenwall und der oben erwähnte epitheliale Beleg der Peritonealhöhle in eine beständige Beziehung zu der Entwickelung des keimbereitenden Organes, so dass wir in der Folge diese Gebilde, nach dem Vorgange Waldeyer's, als Keimwall und Keimepithel bezeichnen können.

Während dieser Vorgänge haben wir an dem Embryo das successive Auftreten von sechs Kiemenspalten [1]), die Differenzirung

---

1) Sieht man von der zum Spritzloch reducirten ersten Kiemenspalte

eines Theiles des Darmrohres zum Spiraldarm und die Bildung der Leber, welche nunmehr den ganzen vordern und mittlern Abschnitt der Leibeshöhle ausfüllt, zu verzeichnen. An dieses Stadium der embryonalen Entwickelung knüpft sich das Erscheinen eigenthümlicher Gebilde, welche bei Wirbelthieren bisher von Semper[1]) an Haien und von mir[2]) an Rochen beobachtet worden sind, ich meine die Segmentalorgane. Diese Organe betheiligen sich jedoch nur mittelbar an der Bildung der Keimdrüse als keimbereitenden Organs, daher ich mich hier auf die Schilderung dieser ihrer Beziehungen beschränke.

An dem medialen Rande des Keimwalles zu beiden Seiten des Mesenterium wuchert das Keimepithel dorsalwärts in den Wall und bildet eine Reihe von Hohlsprossen, welche mit einer trichterförmigen Mündung beginnend den Urnierengang im Bogen umziehen und mit erweitertem kolbenförmigen Grunde enden. Durch diese Hohlsprossen wird der Keimwall seiner Länge nach in einen medialen und lateralen Abschnitt getheilt. Während Letzterer den Urnierengang umschliesst, wird der mediale, jetzt von einem mehrschichtigen Epithel, in welchem zerstreut auch grössere, den spätern Keimzellen ähnliche Gebilde sichtbar werden, überzogene Abschnitt zur morphologischen Grundlage für die Keimdrüse.

Gleichzeitig mit der Bildung der Segmentalorgane wachsen von der dorsalen Wand des Urnierenganges Hohlsprossen gegen die Segmentalorgane und vereinigen sich schliesslich mit ihnen. Beide Arten von Hohlsprossen vertheilen sich auf 32 bei Torpedo der Leibeshöhle entsprechende Wirbelsegmente, in der Weise, dass beiderseits je ein Segmentalorgan von der vordern und je eine Hohlsprosse des Urnierenganges von der hintern Grenze des Wirbelsegments dorsalwärts zum Glomerulus verlaufen. Nach erfolgter Vereinigung der Hohlsprossen beginnt das Epithel der Segmentalorgane von der Peritonealhöhle her zu schwinden und es verschmelzen die trichter-

---

ab, so erhalten sich die fünf übrigen durch alle Stadien der Entwickelung, ein Verhalten, welches für Torpedo nicht den Angaben Wyman's von dem Vorkommen einer vorübergehenden Kiemenvermehrung bei Rochenembryonen entspricht. Siehe Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier u. s. w. Leipzig 1870 pag. 18.

1) C. Semper Centrabl. f. med. Wiss. 1874 Nr. 35. 52.

2) A. Schultz Centrabl. f. med. Wiss. 1874 Nr. 51.

förmigen Zugänge derselben bis zur kolbenartigen Erweiterung, deren Epithel erhalten bleibt und zum Ausgangspunct von epithelialen Bildungen der Urniere wird.

Mit dem Schwunde der abdominalen Mündungen der Segmentalorgane wird für den grössten Theil des Keimwalles die Scheidung in einen medialen und lateralen Abschnitt hinfällig. Nur in seinem vorderen Theile bleibt der mediale Abschnitt nebst den dazu gehörigen Segmentalorganen erhalten und bildet sich zur Keimdrüse aus. Letztere kann demnach als reduzirter Theil des medialen, früher die ganze Leibeshöhle des Embryo durchziehenden Abschnittes des Keimwalles angesehen werden.

Die hier noch erhaltenen Segmentalorgane bilden die laterale Begrenzung der Keimdrüse und münden in die Hohlsprossen des Urnierenganges, um im spätern Verlaufe der Entwickelung zu Vasa efferentia oder auch zu den resp. rudimentären Organen des Ovarium zu werden, Vorgänge, welche als zur Bildung der keimleitenden Theile gehörig, hier nicht weiter verfolgt werden sollen.

Unter Vermehrung der Stromazellen wächst der nunmehr als Keimdrüse anzusprechende Abschnitt des reduzirten Keimwalles in die Leibeshöhle hinein und lagert hier in einem seiner Grösse entsprechenden Ausschnitt der hintern oder obern Leberfläche. Das Keimepithel schwindet an dem ganzen medialen Theil der Keimdrüse und nur an der freien, von der Leber nicht umschlossenen lateralen Fläche wird dieselbe jetzt von einem einschichtigen kurzcylindrischen Epithel überzogen, in dessen Mitte die Differenzirung zu bleibenden Keimzellen, im Gegensatz der schon früher überall im Keimepithel auftretenden und wieder schwindenden grosskernigen Gebilde, beginnt. Bei Embryonen von 2 Cm. Länge ragt die Keimdrüse auf 0,2 M. in die Leibeshöhle hinein, während sie nach oben durch eine 0,25 M. messende Basis mit der Leibeswand verbunden bleibt. Das Drüsenstroma erhält durch Umwandlung der embryonalen Zellen einen bindegewebartigen Character und in dem der Markmasse entsprechenden Centrum der Keimdrüse bildet sich ein reticuläres, dem Gefässsystem zugehöriges Gewebe. Gegen das Ende der intrauterinen Entwickelung schnürt sich die Keimdrüse mehr und mehr von der Leibeswand ab und bleibt schliesslich nur durch die in den Hilus tretenden Gefässe mit derselben verbunden. Die mediale, der Leber zugekehrte Fläche der Keimdrüse verwächst durch ein lockeres Bindegewebe mit dem Leberüberzuge, welch' letzterer noch um ein

Geringes über den Drüsenrand hinüberreicht und an der Grenze des auf der lateralen Keimdrüsenfläche beginnenden Epithels endet. Innerhalb des die laterale freie Drüsenfläche bedeckenden Keimepithels schreitet die bereits früher begonnene Differenzirung einzelner Zellen fort und erreichen dieselben allmählich eine Grösse von 0,035 Mm.; ihr Kern nimmt eine bläschenartige Form an und füllt nahezu die ganze Zelle aus. Diese ihrer spätern Beziehung wegen als bleibende Keimzellen zu bezeichnende Gebilde, ruhen, wie das Keimepithel, unmittelbar dem Stromagewebe auf, welches selbst am Rindentheil der Drüse nirgends eine Gewebs-Verdichtung erkennen lässt, die etwa als albuginea zu deuten wäre. Die dem geschlechtlich noch indifferenten Zustande der Keimdrüse entsprechenden Verhältnisse erhalten sich bei Torpedoembryonen ungemein lange, denn die Differenzirung der Keimdrüse zum Eierstock beginnt erst zu Ende des intrauterinen Entwickelungsstadiums, gleichzeitig mit der Pigmentirung des Integumentes und ist erkennbar an der follikularen Anordnung der Keimzellen, dem Offenbleiben des Urnierenganges und dem Mangel der Anlage sog. Haftorgane. Die Bildung der Eifollikel schliesst bei Torpedo nicht mit der intrauterinen Entwickelung ab, sondern dehnt sich noch auf die postembryonale Periode aus und gestatten selbst an monatealten Individuen einen Einblick in alle Entwickelungsstadien der Ei- und Follikelbildung.

Die vorher als indifferente Keimzellen bezeichneten grosskernigen Gebilde werden bei beginnender geschlechtlicher Differenzirung der Keimdrüse zum Eierstock von dem zunächst gelegenen Keimepithel kapselartig umfasst und können von jetzt an als Eizellen betrachtet werden. In dieser gleichsam follikulären Form rücken die Eizellen allmählich in das darunter liegende Stroma und ziehen das den Eierstock bekleidende Keimepithel schlauchförmig nach sich. Bisweilen rückt noch eine zweite Eizelle mit dem Epithel in die Einstülpung, entwickelt sich hier weiter und bietet alsdann Verhältnisse dar, wie dieselben von Pflüger bei Säugethierovarien gefunden worden sind. Gegen die Mündung der schlauchförmigen Einstülpungen hin schieben sich die gegenüberstehenden Epithelzellen übereinander und bringen dadurch den Abschluss der Einstülpung zu Stande. Später dringt von den Seiten her das Stromagewebe zwischen Eizelle und Ovarialrand vor und schnürt unter gleichzeitigem Zerfall der den Schlauch abschliessenden Epithelzellen den Eifollikel ab.

Von allen nunmehr den Follikelinhalt bildenden Theilen erleidet zu dieser Zeit das die Eizelle umhüllende Keimepithel die wesentlichste Veränderung.

Von vorne herein bilden diese zu 0,012—0,018 Mm. Grösse herangewachsene, durch bläschenförmigen homogenen Kern und fettglänzendes Kernkörperchen sich auszeichnende Keimepithelzellen die einzige Hülle der Eizelle, jedoch bereits bei Follikeln von 0,08 Mm. Grösse treten neben diesen eigentlichen Granulosazellen, bedeutend kleinere, auf, welche ihren morphologischen Eigenschaften nach vollkommen mit den das Ovarialstroma durchsetzenden lymphoiden Zellen übereinstimmen. Anfangs nur in geringer Zahl, umgeben sie später allerseits die Granulosazellen und bilden um dieselben gleichsam kapselartige Hüllen. Ein Einwandern der lymphoiden Zellen in die Granulosazellenschicht ist um so wahrscheinlicher, als während dieses Stadiums der Follikel noch nicht gegen das umgebende Stroma durch die erst später sich bildende Gefässchicht abgegrenzt wird.

Sind einmal die Follikel zu 0,1—0,15 Mm. angewachsen, so beginnt die bisher regellose Anordnuug der Granulosa- und lymphoiden Zellen einer gleichmässigen Vertheliung derselben um die Eizelle Platz zu machen. Auf Durchschnitten der Follikel erscheinen alsdann die lymphoiden Zellen in radiärer Richtung palissadenartig zwischen Follikelwand und Eizelle gelagert, abwechselnd bald mit ihrer breiten, den Kern führenden Basis, bald mit schmalem protoplasmatischen Ausläufer gegen die Eizelle gekehrt. Zwischen diesen Zellen und von ihnen umschlossen liegen in gleichen Abständen die Granulosazellen.

Während beide Arten von Zellen mit der innern, als Gefässschicht zu bezeichnenden Follikelwand in keiner continuirlichen Verbindung stehen, gehen insbesondere die lymphoiden, an ihren der Eizelle zugekehrten Theilen in eine homogene, cuticuläre Schicht über und bilden hier ein dem Chorion morphologisch gleichwerthiges Gebilde.

Ueber die Beziehungen der Follikelzellen zu der homogenen Schicht belehren am besten lebensfrische Objecte. Sticht man einen der kleineren Follikel an, so sieht man auf das Deutlichste beim Ausfliessen des Eizelleninhaltes die schroffe Abgrenzung des letzteren gegen die homogene Schicht hin, zu welcher das Eiprotoplasma weder jetzt noch später in eine morphologische Beziehung zu bringen

ist; dahingegen bleibt die homogene Schicht in dem engsten Zusammenhang mit den Follikelzellen, welche überall ganz erhalten oder als Zellenreste derselben anhaften. Bei durch Druck misshandelten Objecten erscheint der äussere Rand der homogenen Schicht gleichsam hohlsägeförmig gezackt, wobei die lymphoiden Zellenreste den Zähnen entsprechen, in deren Zwischenräumen die grossen Granulosazellen lagern. Auch letztere haften, wie bei ganz frischen Objecten nachweisbar, mit Protoplasmafortsätzen an der homogenen Schicht und scheinen selbst mit derselben zu verschmelzen, ohne jedoch innerhalb derselben sich zu differenziren; auch mit den stärksten optischen Hülfsmitteln gelingt es nicht, innerhalb der homogenen Schicht Struktureigenthümlichkeiten nachzuweisen, wie solche an diesem Theil der Eizelle bei den meisten Thierclassen, und selbst bei Rochen (Raja batis) als radiäre Streifung oder porenartige Durchbrechung angetroffen werden [1]).

Hat schliesslich die Eizelle ihre volle Reife erreicht und nähert sich der Follikel dem Stadium der Berstung, so wandeln sich die lymphoiden Zellen nebst homogener Schicht in Bindegewebe um, in dessen Lücken die Granulosazellen noch erhalten bleiben, um endlich auch ihrerseits durch fettige Degeneration zu Grunde zu gehen. Nur an einer einzigen Stelle, welche der ganzen Ausdehnung der Keimscheibe entspricht, bleiben Follikelzellen und homogene Schicht bestehen, und erhalten sich unverändert bis zur Berstung des Follikels; von diesem Theile stammen auch die Granulosa-

---

1) Bei den Haien folgt, wie ich mich an Follikeln von Acanthias, Scymnus und Mustelus überzeugen konnte, auf eine breitere, vollkommen homogene, mit dem Follikelepithel zusammenhängende Schicht eine schmälere sogenannte Zona radiata, deren Rand gegen die Eizelle scharf abgegrenzt erscheint. Die Poren dieser cuticulären Zona werden von Protoplasmafortsätzen durchsetzt, welche von der homogenen Schicht zum Eiprotoplasma vordringen und mit demselben verschmelzen. Diese über den Rand der Zona hinausreichenden Fortsätze werden leicht durch Druck abgelöst und erscheint alsdann die Eizelle vollkommen getrennt von der Eihaut, was jedoch der Wirklichkeit nicht entspricht. Somit hätten wir, soweit unsere Beobachtungen reichen, bei Selachiern folgende Zustände des Follikelepithels zu unterscheiden: a) embryonales Stadium der Selachier — einfaches Epithel; b) Torpedo-Epithel mit homogenem Basalrand; c) Raja-Epithel mit homogenem von Poren durchbrochenen Basalrand; d) Squalida-Epithel mit breitem homogenen und schmälerem porendurchbrochenen Basalrand.

zellen, welche man bisweilen auf dem ausgetretenen und innerhalb des leeren Follikels antrifft.

Verlässt nun das Ei den Follikel oder kommt es zur Resorption des immerhin reifen, jedoch nicht aus dem Eierstock getretenen Eis, so bedeckt sich das zu Bindegewebe gewordene Chorion, gegen die Follikelhöhle oder den Dotter zu mit neuen lymphoiden Zellen, die vollkommen mit den zuerst zwischen den Granulosazellen auftretenden übereinstimmen, und bildet mit der Gefässschicht der Follikelwand eine Anzahl Falten, welche in die Follikelhöhle oder den zu resorbirenden Dotter dringen. Durch letzteren Vorgang erhält das Ei ein den Gehirnwindungen ähnliches Aussehen und erinnert alsdann an das von Leydig vom Ei des Trygon pastinaca entworfene Bild.

Wenden wir uns jetzt, nachdem wir die wichtigsten Entwickelungsvorgänge an den Follikelzellen und dem Chorion kennen gelernt, dem durch die Eizelle selbst gebildeten Theil des Follikelinhaltes zu. Wie wir im Vorgehenden gezeigt, wird die Eizelle äusserst kleiner Follikel von den dieselbe umgebenden Granulosa- und lymphoiden Zellen durch das schon früh hier auftretende Chorion geschieden, somit ein unmittelbarer Contact dieser Zellen mit der Eizelle nur auf das früheste Entwickelungsstadium des Follikels beschränkt bleibt und daher auch von keinem durchgreifenden Einfluss auf das weitere Schicksal der Eizelle sein kann. Die kleinsten einer Beobachtung zugänglichen Eizellen bestehen aus einem blasskörnigen dem gewöhnlichen Zellenprotoplasma ähnlichen Inhalt, einem ebenfalls schon frühe excentrisch nahe der Peripherie gelegenen Keimblässchen nebst constant einfach vorkommendem Keimfleck. In dem blasskörnigen Eizellenprotoplasma trifft man bereits bei den jüngsten Follikeln auf moleculäre, undurchsichtige Gebilde, welche in dichter Masse das Keimblässchen halbmondförmig umgeben und ihrem optischen Verhalten nach mit den spätern Dotterelementen übereinstimmen. Neben diesen Gebilden kommen bei etwas grösseren Follikeln durch das ganze Eizellenprotoplasma vertheilt, vollkommen homogene und durchsichtige Kugeln von fettartiger Consistenz vor, welche ihrer bekannten chemischen Zusammensetzung nach als Eiweisskugeln bezeichnet werden. Unter steter Mengen- und Grössenzunahme dieser den Eiinhalt bildenden Elemente beginnt bei 2—3 Mm. grossen reifenden Eizellen eine Trübung der bisher vollkommen durchsichtigen Eiweisskugeln, welche mit ihrer Umwandlung in Dotter-

plättchen ihren Abschluss findet. Gleichzeitig mit dieser Umwandlung schwinden auch die, vorherrschend in dem die Eiweisskugeln begrenzenden Protoplasma lagernden Dottermoleküle und Körner, so wie ihre mannichfaltigen Uebergangsformen zu den Dotterplättchen.

Bei der weiteren Verfolgung der Entwickelungsvorgänge und insbesondere der Beziehungen jener eben erwähnten Elemente zum ganzen Eizelleninhalte reichen die frischen Follikeln entnommenen Objecte nicht aus; es bedarf für diesen Zweck der Zuhülfenahme von Bildern, wie sie nur Durchschnitte künstlich erhärteter Eier zu liefern im Stande sind [1]).

Durchschnitte reifender Eizellen von 1 Cm. aufwärts weisen eine nicht unwesentliche Differenz in der Anordnung und Grösse der Dotterelemente anf. In einer etwa den zehnten Theil der Eier betragenden Ausdehnung lassen sich central die verhältnissmässig kleinsten Dotterelemente antreffen, dieselben bilden gleichsam einen Kern, von welchem aus gegen die Eiperipherie zu die Dotterplättchen an Grösse zunehmen. Ist die Eizelle in der Entwicklung mehr vorgeschritten, so folgt auf die grössten Dotterplättchen eine äusserste an das Chorion grenzende Schicht mannichfaltiger Uebergänge zu molekulären Dotterelementen welche wie wir aus Nachfolgendem ersehen werden, als morphologische Rückbildungszustände des Dotters aufzufassen sind. Dieser Vorgang beginnt an den grössten gegen die Eiperipherie zu gelegenen Dotterplättchen in der Weise, dass anfangs an ihrer bisher glatten Oberfläche Einkerbungen und Risse auftreten, welche tiefer dringen und Zerklüftungen der Dotterplättchen veranlassen; noch andere dieser grossen Dotterplättchen füllen sich mit körnigem Inhalt, schmelzen, zerfallen und bilden schliesslich jene vorhin erwähnte moleculäre, an das Chorion grenzende Schicht.

Als eine Eigenthümlichkeit des Torpedoeis verdient ferner die Vertheilungsweise des Eiprotoplasma innerhalb der Eizelle einer besonderen Erwähnung. An Eiern von etwa 5 Mm. Grösse, bei kaum beginnender Trübung ihres Inhaltes, werden in der Randzona eine Reihe von radiären, zum Centrum hin gerichteten strahlenförmigen

---

1) Es gelingt nicht immer Eier von so ansehnlicher Grösse wie diejenigen des Torpedo gleichmässig zu härten. Aus diesem Grunde habe ich mich bei der Herstellung von Untersuchungsobjecten mit Vortheil der Gefrierungsmethode bedient und hinterher das Ei in beliebigem Segment der Einwirkung von Chromsäure oder auch Osmiumsäure ausgesetzt.

Protoplasmastreifen sichtbar. Bei stärkerer Vergrösserung erweisen diese Streifen sich als keilförmige, mit der Basis zur Peripherie gerichtete Stränge, welche aus einem blass-körnigen Protoplasma bestehen, das jedoch in keinem Theile zellenähnliche Gebilde aufweist. Ausser in diesen Strängen bleibt das Eiprotoplasma noch in der Randzone der Eizelle erhalten als protoplasmatisches Maschennetz, in welches die peripheren Dotterelemente eingelagert sind und welches sich durch alle Stadien der Entwickelung erhält. Das Protoplasma der keilförmigen Stränge und dasjenige des Maschennetzes stehen im Zusammenhange und bilden ein gleichsam die Dotterelemente verbindendes und stützendes Gerüste, welches möglicherweise die dem Torpedoei fehlende Dotterhaut ersetzt. Vergebens habe ich für diese Eigenthümlichkeiten des Torpedoeis Anknüpfungspunkte an bereits Bekanntes gesucht. Stimmen auch die von Eimer bei Reptilien gefundenen Verhältnisse mit den oben bezeichneten bei oberflächlicher Betrachtung überein, so fehlt ihnen doch andererseits die genetisch zu begründende Analogie. So z. B. leitet Eimer die protoplasmatischen Streifen des Reptilieneidotters von dem die Eihäute durchdringenden Protoplasma der Granulosazellen ab, was für das Torpedoei absolut in Abrede gestellt werden muss.

Endlich haben wir noch eines, wenn auch nicht sehr ausgebreiteten Abschnittes der Eizelle zu erwähnen, in welchem das Eiprotoplasma erst spät der Dotterbildung Platz macht. Dieser Abschnitt entspricht der Keimanlage. Bei Eiern von 1 Cm. Grösse und auch darunter findet man eine bis zum Centrum reichende Protoplasmamasse mit nur sparsamen Dotterelementen, welche das peripher gelegene Keimbläschen in sich aufnimmt. Alsbald jedoch greift die Dotterbildung auch auf diesen Theil des Eiinhaltes über und breitet sich vom Centrum beginnend zum Keimbläschen hin aus. Wir müssen uns hier gegen die Annahme verwahren, als bilde dieser Theil des Eiprotoplasma etwas morphologisch vom übrigen Eiinhalte streng zu scheidendes. Verfolgt man den Hergang der Keimbildung durch das ganze Eiwachsthum, so überzeugt man sich leicht, dass die Uebergänge der Dotterbildung auch in jene Protoplasmamasse hinein sich verfolgen lassen, und kann daher dasjenige, was im reifen Ei als Keimscheibe bezeichnet wird, nur als derjenige Abschnitt des Dotters betrachtet werden, welcher sich durch verhältnissmässig kleine Dotterelemente von dem übrigen Eiinhalte unterscheidet, ohne jedoch zu letzterem unvermittelt dazustehen.

Die scheinbare Grenze der ausgebildeten Keimscheibe wird durch eine relativ schmale Schicht gebildet, innerhalb welcher der Uebergang von grossen zu den kleinen Dotterelementen stattfindet; ein Verhältniss, welches bei geringen Vergrösserungen hier eine Trennung des Dotters vortäuscht. Ebenso scheinbar sind die Grenzen der wulstartigen Ränder der Keimscheibe, deren Dotterelemente jedoch weniger schroffe Uebergänge aufweisen und daher ihr morphologischer Zusammenhang mit dem angrenzenden Eiinhalt leichter nachweisbar ist.

Das Keimbläschen des Torpedoeis bietet wenig Bemerkenswerthes. Dasselbe stellt in allen Entwickelungsstadien ein vollkommen homogenes und durchsichtiges, von einer derben Membran umschlossenes Gebilde dar, welches im reifen Ei eine Grösse von 0,35 Mm. erreicht. Das stets nur einfach vorhandene, fettglänzende und excentrisch gelegene Kernkörperchen (Keimfleck) wird 0,01 Mm. gross und schwindet bereits bei 0,5 Mm. messenden Eizellen. Das als Schrön'sches Körnchen bekannte Gebilde im Keimfleck wird nicht constant angetroffen.

Was den Schwund des Keimbläschens selbst betrifft, so ist es mir nicht gelungen, denselben an einer zusammenhängenden Reihe von Objecten, wie solches beispielsweise von Oellacher beim Forellenei geschehen, nachzuweisen. Von vereinzelt bei Torpedo angetroffenen Bildern will ich, angesichts eines möglichen Irrthums, ganz absehen und zu Gunsten der Wahrscheinlichkeit eines gänzlichen Keimbläschenschwundes innerhalb des Eierstockes nur folgende Beobachtung heranziehen. Nicht gerade selten trifft man zur Zeit der Follikelberstung und des Eiaustritts bei Torpedo vollkommen reife Eier innerhalb der Peritonealhöhle, welche somit nicht den Eileiter erreicht haben und hier mit der Zeit resorbirt werden. Bei diesen Eiern, auf deren soeben erfolgten Austritt aus dem Follikel der gleichzeitige Zustand der übrigen in den Eileiter gelangten Eier hinweist, habe ich nie die Spur eines Keimbläschens auffinden können und scheint mir dieses Verhalten immerhin als indirecter Beweis für das Schwinden des Keimbläschens vor beginnender Furchung des Keims herangezogen werden zu dürfen.

Hiermit schliesse ich meine Mittheilung über die Entwickelungsvorgänge des Torpedoeis innerhalb des Follikels und füge nur ergänzend noch hinzu, dass das Ei in dem im Vorhergehenden beschriebenen Zustande und ohne Eihülle den Follikel verlässt und

mit Hülfe der insbesondere an der vorderen peritonealen Bauchwand reich entwickelten Flimmerzellen der Tubenöffnung zugeführt wird und erst innerhalb des Eileiters durch die Eiweissdrüsen einen Ueberzug erhält, der als secundäre Eihaut angesehen werden kann.

Befruchtung und Furchung der Eizelle gehört ganz dem Entwickelungsvorgange innerhalb des Eileiters an und soll als Ausgangspunkt einer nachfolgenden Mittheilung, über die Entwickelung des Torpedoembryo selbst, dienen.

Genua, Januar 1875.

Erklärungen der Abbildungen auf Tafel XXXIV.

Fig. 1. Vergr. 40. Querschnitt durch die erste Anlage des Urnierenganges eines 3 Mm. grossen Embryo.

Ex. Ektoderm.
En. Entoderm.
aS. äussere } Seitenplatte.
iS. innere } Seitenplatte.
m. Mittelplatte.
U. Anlage des Urnierenganges.
Ch. Chorda.

Fig. 2. Vergr. 40. Ein folgendes Entwickelungsstadium, welches in A. B. C. und D. den Zusammenhang der Ausstülpung des Mesoderm mit dem Urnierengang darstellt.

Fig. 3. Vergr. 40. Ch. Chorde.
A. Aorta.
V. Vena.
U. Urnierengang bei T mit dem Peritonealraum communicirend.
K. Keimwall nebst Keimepithel.
D. Darmdrüsenblatt.

Fig. 4. Vergr. 40. Querschnitt durch die Segmentalorgane, welche beiderseits nicht in gleicher Höhe getroffen sind.

S. Segmentalorgan.
U. Urnierengang.
Kw. Keimwall.
Uw. Urnierenwall.

Fig. 5. Vergr. 40. Querschnitt durch den mittlern Theil der Leibeshöhle.
M. Medullarröhre.
Ch. Chorda.
A. Aorta.
U. Urnierengang.
K. Keimwall mit mehrschichtigem Epithel.
L. Hintere Leberspitze.
SG. Spinalganglien.
Sh. Spinalnerv.
G. Glomerulus.
DG. Dottergang.

Fig. 6. Vergr. 25. Querschnitt eines 2,5 Cm. grossen Embryo.
Ch. Chorda. A. Aorta. V. Vena.
L. Vereinigte Leberlappen.
GD. Geschlechtsdrüse.
S. Segmentalorgan.
U. Urnierengang.
Sp. Sprossen des Urnierenganges.
K. Keimzellen.
G. Glomeruli.

Fig. 7. Vergr. 40. Durchschnitt durch das Ovarium eines reifen Embryo, dessen Integument bereits pigmentirt ist.
F. Eifollikel mit einer und Fx mit zwei Eizellen.
K. Keimepithel.
Ez. Eizelle, bei Kx vom Keimepithel umfasst.
Ezx Eizelle mit geschrumpftem Protoplasma, welches sich von den Follikelzellen und Chorion zurückgezogen.
D. Dotterelemente.
Gr. Granulosazellen. L. Lymphoide Zellen.
Kb. Keimbläschen.
Kf. Keimfleck mit Schrön'schem Körnchen.

Fig. 8. Vergr. 140. Durchschnitt durch ein reifendes Torpedoei, die Wachsthumsverhältnisse des Dotters zeigend.
Z. Follikelwand. G. Gefässschicht des Follikels. F. Follikelzellen (Lymphoide u. Granulosezazellen).
Ch. Chorion.
M. Vom Eizellenprotoplasma gebildete Maschen, aus denen die Dotterelemente entfernt worden.
C. D. und Dx Verschiedene Stadien des Wachsthums des Dotters, bei Dx in Zerfall begriffene Dotterelemente.
P. Radiäre Protoplasmastränge.

Fig. 9. Vergr. 25. Durchschnitt eines jungen Torpedoeis mit radiären Protoplasmastreifen.

Fig. 10. Durchschnitt durch die Keimscheibe eines der Reife nahen Follikeleis. Die Keimscheibe ist bei einer Vergrösserung von 25 und die Dotterelemente bei 140facher gezeichnet.

F. Follikelzellen nebst Chorion.

K. Keimscheibe.

KR. Keimrand nebst in den Eidotter ausstrahlendem Randwulst.

D. Dotterplättchen, welche bei x in die Dotterelemente der Keimscheibe übergehn.

Kb. Keimbläschen.

Fig. 11. Längsdurchschnitt durch einen 2 Cm. grossen Embryo, an welchem die Beziehungen der Segmentalorgane zu dem Urnierengang sichtbar gemacht sind. Die durch punctirte Linien angegebenen Partien sind schematisch ergänzt worden.

S. Segmentalorgane.

U. Urnierengang.

Us. Urnierensprossen.

V. Verbindung der Urnierensprossen mit dem Segmentalorgan.

G. Fortsetzung einer Sprosse zum Glomerulus.

Rizopodenstudien.

Von

Franz Eilhard Schulze.

V.

Mastigamoeba aspera, nov. gen., nov. spec.

Hierzu Taf. XXXV und XXXVI.

Die Reihe der bisher geschilderten neuen oder wenig bekannten Rhizopoden will ich jetzt mit einer Form vorläufig abschliessen, welche neben unzweifelhaften Pseudopodien auch eine wohlentwickelte Geissel besitzt und daher ein Verbindungsglied zwischen den Rhizopoden und den Flagellaten darzustellen scheint. Freilich hat man eine derartige Verbindung in anderer Weise schon mehrfach in solchen Wesen realisirt gefunden, welche, wie manche Monaden Cienkowsky's, zu Zeiten Pseudopodien, zu anderen Zeiten Geisseln besitzen, doch hat natürlich das Nebeneinander echter Pseudopodien und einer wahren Geissel an demselben Thiere noch eine andere Bedeutung.

Die einzige Notiz, welche ich in der mir zugängigen Litteratur über ein sowohl Pseudopopien als auch eine Geissel zeigendes Wesen antraf, und welche sich sogar möglicherweise auf das nämliche Thier bezieht, welches ich studirt habe, findet sich in dem schon früher erwähnten Aufsatze von Carter, On freshwater rhizopoda of England and India in den Annals of natural history, 1864. Dort beschreibt Carter unter dem Namen Amoeba monociliata einen bei Bombay im Süsswasser gefundenen Rhizopoden ganz kurz als: »polymorphic, charged with granules, possessing a single large cilium and villi on the posterior extremity; locomotion reptant«; und giebt dazu zwei offenbar ganz schematische Abbildungen, Pl. II 19. a u. b.

In einer dieser einfachen Darstellung beigefügten Bemerkung erwähnt Carter, dass er überhaupt nur ein Exemplar dieses eigenthümlichen Thieres und dieses auch nur kurze Zeit zu beobachten Gelegenheit hatte, dass er es desshalb unentschieden lassen müsse, ob die erwähnte Geissel zurückgezogen werden könne oder nicht. Schliesslich weist er noch auf die Möglichkeit hin, das seine »Amoeba monociliata« vielleicht nur eine Varietät von Podostoma filigerum Clap. et Lachmann (Etudes p. 441 pl. 21. Fig. 4—6) sein könne.

Auch mit dem von Hertwig und Lesser in diesem Archiv, Supplementband 1874 p. 54 unter dem Namen Dactylosphärium vitreum beschriebenen und daselbst auf Taf. II. Fig. 1 A und 1 B abgebildeten Rhizopoden stimmt meine Mastigamoeba in manchen Punkten so sehr überein, dass man an eine Identität beider denken könnte, wenn nicht eben dort grade das Auffälligste und Interessanteste unserer Form, nämlich die Geissel fehlte und auch noch einige andere Differenzen beständen, welche später besonders hervorgehoben werden sollen. Würde ich nun auch auf jene letzteren allein wenig Gewicht gelegt haben und durchaus geneigt gewesen sein, sie auf die verschiedenartige Auffassung der Beobachter zurückzuführen, so darf ich doch nicht annehmen, dass ein so auffälliges und interessantes Gebilde wie die Geissel von den genauen und scharfsichtigen Entdeckern des Dactylosphaerium vitreum sollte übersehen sein. Aus diesem Grunde habe ich dem von mir aufgefundenen Thiere einen besonderen Namen beigelegt, Mastigamoeba (ἡ μαστιξ die Geissel) aspera, welcher natürlich einzuziehen sein würde und der Bezeichnung Dactylosphaerium vitreum zu weichen hätte, wenn sich später vielleicht doch eine Uebereinstimmung beider herausstellen sollte. Von der Bezeichnung Carters, Amoeba monociliata, liess sich der Gattungsname Amoeba nicht gut beibehalten, weil es, wie auch Hertwig und Lesser mit Recht hervorheben, durchaus nothwendig wird, den alten unklaren Sammelbegriff Amoeba in bestimmt zu characterisirende Gattungen aufzulösen. Zu einer Identificirung der Art aber bot die von Carter gegebene allzu kurze Beschreibung keine genügenden Anhaltspunkte.

Das von mir studirte, etwa $^1/_{10}$ Mm. Durchmesser zeigende Thierchen stammt aus einem der früher schon mehrfach erwähnten Bassins des botanischen Gartens des Joanneum in Graz und kam im Juli vorigen Jahres zur Beobachtung — jedoch nur in wenigen Exemplaren, welche zwischen lebhaft wachsenden, gesunden, grünen

Wasserpflanzen, Ceratophyllum, Conferven etc. angetroffen und mehrere Tage auf Objectträgern in feuchter Kammer lebend erhalten wurden, ohne sich wesentlich zu verändern.

Trotz der mannichfach wechselnden äusseren Gestalt des Körpers, welche wie bei den meisten Amöben in beständiger Wandelung zu sein pflegt, lässt sich doch eine gewisse Grundform, welche sehr häufig wieder erscheint, und am Längsten bewahrt wird, nicht verkennen. Dieselbe kann im Allgemeinen mit derjenigen einer horizontal liegenden Spindel verglichen werden, welche am einen Ende nur ganz leicht, am anderen stärker abgerundet, von oben und unten aber kuchenförmig abgeplattet ist. Von der Oberfläche des Körpers erheben sich, soweit sie nicht der Unterfläche aufliegt, zahlreiche fingerförmige Pseudopodien von der Länge des Körper-Durchmessers, welche gewöhnlich einfach, seltener an der Basis vereinigt sind, und mit einem abgerundeten, bisweilen auch etwas conisch verschmälerten, niemals aber fadenförmig oder ganz spitz auslaufenden Endtheile aufhören. Wenn nun auch die Stellung und Richtung dieser bald weit ausgestreckten, bald in den Weichkörper spurlos sich zurückziehenden Pseudopodien eine sehr wechselnde und im Einzelnen unbestimmte genannt werden muss, so lässt sich doch auch hierin eine gewisse Gesetzmässigkeit der Anordnung bemerken, welche, wenn man sie einmal beobachtet hat, meistens sehr deutlich hervortritt. Es finden sich nämlich bei der vorhin angegebenen Normalgestalt des Thieres die fingerförmigen Pseudopodien auf der grade nach oben gewandten, also der Rücken-Fläche nur wenig entwickelt, werden dagegen an den beiden Seitenrändern und dem spitzeren, beim Kriechen stets nach vorne gewandten, sagen wir daher einfach vorderen Ende weit ausgestreckt. An dem hinteren breiter abgerundeten oder abgestutzten Ende bleiben diese fingerförmigen Körperfortsätze verhältnissmässig kurz und zeigen eine sehr merkwürdige später noch besonders hervorzuhebende Eigenthümlichkeit.

Dadurch nun, dass die bedeutenderen Pseudopodien sämmtlich von den beiden Seitenrändern und zwar annähernd rechtwinklig zur Oberfläche abstehen, und die dicht neben der vorderen Spitze befindlichen sich schräge nach vorne und aussen richten, erhält der ganze Körper eine gewisse äussere Aehnlichkeit mit einem seitlich symmetrischen, mittelst lateraler Extremitäten kriechenden Thiere, welche natürlich ganz oberflächliche Aehnlichkeit noch dadurch er-

höht wird, dass grade in der Nähe der Vorderspitze die Pseudopodien annährend symmetrisch zu stehen pflegen. Taf. XXXV. Fig. 1.

Es erscheint beachtenswerth, dass durch das Auftreten der Geissel an einer ganz bestimmten, beim Kriechen stets grade nach vorne gewandten Stelle bei diesem nackten Rhizopoden schon ein für die Grundform bestimmender ausgezeichneter vorderer Endpol und somit nicht allein eine bestimmte Hauptaxe, sondern sogar schon ein vorne und hinten gegeben ist, wie dies sonst erst bei den beschaalten Rhizopoden, etwa Euglypha, der Fall ist.

Eine Ausbildung bestimmter Queraxen scheint mir dagegen noch nicht vorhanden, noch weniger ein Unterschied zwischen Bauch- und Rückenfläche. Denn wenn auch ein solcher bei den kriechenden Thieren zu gewissen Zeiten besteht, so zeigt sich doch bei dem aus dieser Lage gebrachten, etwa dem sich wälzenden Thiere eben keine besondere Bauch- und Rückenseite markirt, sondern es treten die Pseudopodien ganz unregelmässig ziemlich überall hervor. Taf. XXXV. Fig. 2.

Das bisher über die äussere Gestalt des Thieres Mitgetheilte lässt sich schon bei oberflächlicher Betrachtung desselben mittelst schwacher Vergrösserungen leicht wahrnehmen. Bei einer solchen weniger auf die Ermittelung der feineren Einzelheiten des Baues als auf die Gewinnung einer allgemeinen Uebersicht der Organisation gerichteten Untersuchungsweise lässt sich auch hinsichtlich der ganzen Constitution des Körpers schon ohne Weiteres erkennen, dass derselbe aus einer stärker lichtbrechenden hyalinen farblosen Rindenschicht, von welcher die Pseudopodien als directe Fortsetzungen ausgehen und einem mehr dünnflüssigen, aber mit hell röthlich gelben Kügelchen und farblosen Körnchen reichlich durchsetzten Inhalte besteht.

In diesem letzteren wird auch wie gewöhnlich bei den Amöben die aufgenommene Nahrung angetroffen, welche hier in der Regel aus einzelnen grösseren kugeligen Körpern, wahrscheinlich Algen besteht.

Dagegen treten erst bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen und bei einer sorgfältigen, auf das Einzelne gerichteten Durchforschung diejenigen Organisationsverhältnisse hervor, welche dieser Thierform so ein hervorragendes Interesse verleihen.

Vor Allem ist es die schon oben erwähnte Geissel, welche jetzt deutlich erkannt werden kann und natürlich sofort die Aufmerksam-

keit des Beobachters auf sich zieht. Dieselbe stellt einen 0,06—0,08 Mm. langen, sehr feinen Faden, von gleichmässigem aber kaum bestimmbaren Durchmesser und mässig starkem Lichtbrechungsvermögen dar, welcher an einer ganz bestimmten Stelle der Oberfläche ohne eine Basalverbreiterung aus der hellen Rindenlage entspringt, und am äusseren Ende sich nicht etwa in eine feinste Spitze auszieht, sondern ohne Veränderung des Durchmessers wie quer abgeschnitten aufhört. Da bei den mannichfachen Bewegungen, den Form- und Lageveränderungen des Thieres die Ursprungsstelle der Geissel nicht immer an dem Profilrande liegt, so wird bisweilen die Beobachtung des ganzen Organes erschwert oder auch wohl zeitweise verhindert.

Indessen ist dies doch deshalb seltener, als man von vorne herein glauben möchte, der Fall, weil bei der schon oben angegebenen gewöhnlichen Lagerung des Körpers der Punkt, an welchem die Geissel entspringt, grade eine für die Beobachtung der letzteren ausserordentlich günstige Lage einnimmt. Derselbe befindet sich nämlich beim Kriechen des Thieres in der Mitte der nach vorne gerichteten Spitze, so dass die Geissel selbst gewöhnlich frei vor dem Vorderrande in ganzer Ausdehnung zu sehen ist. Sie scheint ganz ähnlich wie bei einer kriechenden Euglena tastend vorausgestreckt zu werden und lässt dabei gewöhnlich ebenso schnell wechselnde als mannichfaltige und eigenthümliche Bewegungen wahrnehmen. Bald erscheint sie in ziemlich grader Linie in der Verlängerung der Axe des Thieres nach vorne gestreckt, bald in unregelmässigen Biegungen und Schlängelungen wie eine durch die Luft geschwungene Peitsche bewegt. Zuweilen sieht man eine einfache Ausbauchungswelle von der Basis bis zum äussern Ende hinlaufen. Sehr häufig tritt auch eine Form der Bewegung auf, bei welcher eine oder mehrere hintereinander folgende, schräge oder fast quer gerichtete korkzieherartige Spiraltouren gebildet werden, welche vom Ursprungspunkte der Geissel bis zum freien Ende in immer neuer Folge wie fortschreitende Wellen fortlaufen, und dabei sehr eng und klein beginnend sich rasch erweitern. Bisweilen kann auch die Geissel in irgend einer Lage gleichsam wie ermüdet eine Zeit lang ganz regungslos verharren. Niemals aber konnte ich eine Verkürzung oder gar eine Einziehung derselben, ebensowenig eine Veränderung des Dickendurchmessers, eine Theilung, Verästelung oder gar Körnchenströmung und dergleichen, was sich etwa auf eine Annäherung an das

Wesen von Pseudopodien beziehen liesse, beobachten. Es ist eben eine echte Geissel, wie solche bei den Flagellaten vorkommt, aber es ist auch sicher nur diese eine vorhanden. Trotz sorgfältigen und lange fortgesetzten Suchens bei verschiedenen Thieren ist es niemals gelungen, sei es an derselben Stelle, wo diese eine Geissel entspringt, noch irgendwo an der Körperoberfläche eine zweite zu entdecken.

Eine andere, bei der Betrachtung des Thieres mit starken Vergrösserungen sofort in die Augen fallende Eigenthümlichkeit unserer Mastigamoeba ist der Umstand, dass die Oberfläche zum bei Weitem grössten Theile mit ganz kleinen stäbchenförmigen, wohl am Besten mit gewissen Bacterien (etwa Bacterium termo) zu vergleichenden Gebilden von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als die Rindenmasse selbst dicht besät ist. Diese kleinen Körperchen pflegen mit ihrer Längsaxe der Rindenoberfläche parallel zu liegen und scheinen an dieser gleichsam angeklebt zu sein. Seltener sieht man sie schräge oder gar senkrecht von derselben abstehen. Sie sind es, welche der Oberfläche des Thieres das eigenthümlich rauhe Ansehen geben, nach welchem ich den Speciesnamen aspera gewählt habe. Eigenthümlich ist ihr Verhalten an den Pseudopodien. So lange diese niedrig, flach abgerundet sind, erscheinen sie ebenso wie die dazwischen gelegene Körperoberfläche vorn mit zahllosen Stäbchen gleichmässig beklebt, je weiter sie aber sich ausstrecken, um so spärlicher werden gegen das freie Ende zu diese sonderbaren Körperchen, bis sie endlich an den Endtheilen der ganz lang ausgestreckten Scheinfüsschen entweder gänzlich fehlen oder nur noch isolirt hie und da zu sehen sind. Es erscheint demnach das mehr oder minder fingerförmig abgerundete oder stumpf kegelförmig aufhörende Ende der Pseudopodien einfach glatt und hell, während der proximale Theil in einer je nach dem Grade der Ausstreckung wechselnden Ausdehnung das nämliche rauhe Aussehen hat, wie die übrige Körperoberfläche des Thieres.

Die Richtung der Stäbchen erscheint an den Pseudopodien im Allgemeinen parallel der Pseudopodien-Axe, an den zwischen den Pseudopodien befindlichen Körpertheilen dagegen durchaus unbestimmt und wechselnd.

Wenn es sich etwa später doch vielleicht herausstellen sollte, dass das von Hertwig und Lesser beschriebene Dactylosphaerium vitreum mit unserer Mastigamoeba identisch ist, so würde die von

mir hier eben gegebene Darstellung der an der Oberfläche des Körpers und der Pseudopodien vorkommenden Rauhigkeiten von der Auffassung jener Beobachter beträchtlich abweichen, welche in denselben nicht wie ich kleine stäbchenförmige Körperchen von stärkerem Lichtbrechungsvermögen, sondern eigenthümliche bewegungslose Protoplasmafortsätze oder Zöttchen sehen und sie dementsprechend auch in der Zeichnung, l. c. Taf. II Fig. 1. B, als blosse zackenförmige Fortsätze der hyalinen Rindenschicht darstellen. Hertwig und Lesser sagen von diesen Bildungen ferner aus, dass sie »offenbar den schon öfter beschriebenen Zottenanhängen der Amöben sehr ähnlich, wenn nicht gleich« seien. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich diese Vergleichung der genannten Autoren auf jene feinen spitzen radiär gestellten Fortsätze bezogen annehme, welche sich bei Amoeba princeps (villosa Carter) häufig an dem beim Kriechen hinteren Ende beobachten lassen. Solche spitzen Fortsätze kommen nun allerdings auch an dem hinteren Ende unserer Mastigamoeba, wenn auch nicht so dicht gestellt wie bei Amoeba princeps (villosa) vor, sind aber von den die erwähnte Rauhigkeit verursachenden kleinen Stäbchen jedenfalls durchaus verschieden. Taf. XXXV. Fig. 1. Während beim lebhaften Vorwärtskriechen sich vorne und seitlich die fingerförmigen Pseudopodien weit ausstrecken, schrumpfen die am hinteren Ende befindlichen nach vorhergehender, oft plötzlicher Erschlaffung zu flachen Buckeln ein. Von diesen niedrigen und flach gewölbten Vorsprüngen des hintersten Körperendes sieht man nun (mit Hülfe starker Vergrösserungen) ausserordentlich feine, spitz auslaufende, radiär gerichtete Fortsätze abstrahlen, welche den bekannten Spitzchen am Hinterende von Amoeba princeps allerdings vollkommen gleichen aber keineswegs mit den oben beschriebenen Rauhigkeiten der übrigen Körperoberfläche zu verwechseln sind. Uebrigens stehen sie hier gewöhnlich nicht so dicht, wie bei jener Amöbe und sind ein wenig länger als dort. (Taf. XXXV. Fig. 1.)

Nach dieser Beschreibung der äusserlich vorragenden Theile der Mastigamoeba aspera gehe ich zur Schilderung dessen über, was sich bei Anwendung starker Vergrösserungen von dem inneren Körperbau ermitteln liess. Dass die Körpersubstanz sich im Allgemeinen in zwei indifferente Partien, eine äussere hyaline zähflüssige Rindenschicht und eine von dieser umschlossene dünnflüssige Innenmasse, die von Körnchen und Kügelchen verschiedener Art reichlich durchsetzt ist, sondert, wurde schon oben erwähnt. Die

Breite dieser völlig glashellen, sehr contractilen Rindenschicht beträgt im Durchschnitte circa 0,005 Mm., kann aber in den verschiedenen Regionen etwas differiren. Gewöhnlich verläuft die Grenze zwischen ihr und der körnigen Binnenmasse (Endosarc) ohne Rücksicht auf die Pseudopodien ungefähr parallel der Körperoberfläche; nur hie und da zieht sich das Endosarc ein wenig in die Axenregion einzelner Pseudopodien hinein. Die Kügelchen und Körnchen, welche die an sich hyaline und farblose, leicht bewegliche Substanz des Endosarc durchsetzen, verdienen eine nähere Betrachtung. Ausser kleinen stark lichtbrechenden Körnchen verschiedenen Kalibers, wie sie ja in dem dünnflüssigen Innern fast aller Rhizopoden vorkommen, treten hier grössere Kügelchen bis zu 0,003 Mm. Durchmesser und darüber auf, welche zum Theil ganz farblos und dann dunkel und scharf conturirt, zum Theil gelblich roth bis rothbraun gefärbt erscheinen, und dem Endosarc im Ganzen eine auffällige orangerothe Färbung verleihen.

In der Nähe der Grenze zwischen Ektosarc und Endosarc finden sich im letzteren eine oder zwei, selten mehrere mit heller Flüssigkeit erfüllte kuglige Vakuolen, welche zwar nicht deutlich rhythmische Pulsationen zeigen, aber doch abwechselnd entstehen und wieder vergehen. Diese Vakuolen liegen übrigens stets im hinteren Körperende. Taf. XXXV. Fig. 1.

Ganz besonderes Interesse muss aber ein jetzt zu beschreibendes Gebilde erregen, welches sich grade auf der Grenze zwischen Endosarc und Ektosarc an dem beim Kriechen verschmälerten Vorderende des Thieres dicht hinter dem Ursprunge der Geissel findet, ein Gebilde, welches zwar ohne Bedenken für den »Kern« erklärt werden kann, aber doch ganz auffallende Eigenthümlichkeiten zeigt.

Aus dem vordersten Theile des körnigen Endosarc ragt mit dem grössten Theile seiner Peripherie ein unregelmässig rundlich gestalteter, glatt begrenzter und ziemlich stark lichtbrechender, daher gegen die Umgebung dunkel erscheinender Körper von circa 0,009 Mm. Durchmesser hervor, welcher sich um so schärfer abhebt, als er nicht direct an die mässig stark lichtbrechende contractile Rindenschicht grenzt, sondern von dieser durch einen Hof hellerer, wahrscheinlich dünnflüssiger Masse geschieden ist. Die äussere Grenzlinie dieses hellen Hofes läuft aber keineswegs der annähernd kugligen Oberfläche jenes dunkeln Körpers parallel, sondern zieht sich in eine direct nach vorne gerichtete Spitze aus, welche unmit-

telbar neben der Basis der oben besprochenen Geissel die Körperoberfläche erreicht. (Taf. XXXV. Fig. 2.)

Ob hier nun etwa eine directe Communikation dieses hellen Raumes mit dem umgebenden Wasser, vielleicht eine Art Mundöffnung vorkommt, konnte ich leider weder durch directe Wahrnehmung noch indirekt, etwa durch Beobachtung der Aufnahme fremder Körper von aussen, entscheiden.

Hervorzuheben ist noch, dass der erwähnte dunkele Körper in einer dellenartigen Vertiefung des Endosarc liegt, und wahrscheinlich auch gegen dieses durch eine dünne Lage jener hellen, voraussichtlich dünnflüssigen Masse geschieden ist, welche ihn nach vorne zu umgiebt, — ferner, dass er im Innern eine grössere Anzahl kleiner kugeliger scharf begrenzter heller Flecke zeigt, und dass er, wenn auch langsam, seine Gestalt zu ändern vermag. Letzteres kann ich nach längerer hierauf besonders gerichteter Beobachtung mit voller Bestimmtheit behaupten. Die Veränderungen gehen besonders lebhaft während des Kriechens und zwar in der Weise vor sich, dass das ganze Gebilde bald quer oval, bald ganz kugelig, bald hühnereiförmig, bald abgerundet eckig erscheint. Niemals wird indessen die im Ganzen als klumpig zu bezeichnende Gestalt aufgegeben.

Schwerlich wird man umhin können, diesen eigenthümlichen, zu langsamen Formwandelungen befähigten Körper auf den Kern dieses Rhizopoden zu beziehen. Indessen frägt es sich, ob man ihn selbst als den ganzen Kern betrachten oder vielleicht für den Nucleolus halten soll.

Im ersteren Falle würde ein Nucleolus und eine Kernmembran fehlen, und es würde der Kerninhalt stark lichtbrechend erscheinen. Im letzteren Falle müsste die den dunkeln Körper umgebende, gegen das Protoplasma zwar scharf, aber, wie es scheint, doch nicht durch eine Membran abgesetzte helle Masse als Kerninhalt gedeutet werden. Auffallend wäre dann allerdings die Verbindung des vorderen in einen Zipfel ausgezogenen Theiles der äusseren hellen Kernpartie mit der Körperoberfläche des ganzen Thieres und zwar grade an der Stelle der Geisselinsertion.

Ueber die Lebensweise und andere functionelle Erscheinungen kann ich wegen der Seltenheit des Thieres und der verhältnissmässig kurzen möglichen Beobachtungszeit leider nur wenig mittheilen.

Die zur Beobachtung kommenden Exemplare waren ziemlich mobil und begannen nach einigen irregulären Wälzbewegungen mit mannigfacher Form- und Lage-Veränderung (Fig. 3) gewöhnlich bald in der oben angedeuteten Weise gradeaus zu kriechen. Hierbei liess sich beobachten, wie dicht neben der stets vom Mittelpunkte des Vorderendes vorgestreckten Geissel abwechselnd an der rechten und der linken Seite die fingerförmigen Pseudopodien hervortreten und dann beim Vordrängen des Thieres allmälig mehr zur Seite rückten. (Fig. 2.) Indessen treten ausserdem auch an den Seitenrändern selbstständig Pseudopodien hervor, während andere gleichzeitig zurückgezogen wurden. Den Act der Nahrungsaufnahme habe ich leider nicht beobachten können, dagegen habe ich mehrmals das Austreten von Fäkalkörpern am hinteren Körperende gesehen, ohne dass sich jedoch eine besondere irgendwie markirte Afterstelle hätte erkennen lassen.

Beobachtung einer Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba polypodia, M. Schultze.

Bei der Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse von der Fortpflanzung der Rhizopoden wird es gewiss nicht unerwünscht sein, wenn ich eine Beobachtung der Theilung einer Amöbe hier mittheile, welche dadurch interessant wurde, dass dabei das Verhalten des Kernes von Anfang bis zu Ende genau controllirt wurde.

Amöbentheilungen an sich sind schon mehrfach beobachtet und beschrieben worden; wie sich aber dabei der Kern verhielt, ist selten genau angegeben worden [1]). Doch scheint grade die Entscheidung dieser Frage von besonderer Wichtigkeit.

In einem Glasgefässe, in welchem mir Herr Professor Salensky aus Kasan im Frühling vorigen Jahres lebende Foraminiferen von Neapel nach Graz mitzubringen die grosse Freundlichkeit

---

1) Eine bestimmte Mittheilung über das Verhalten des Kernes bei einer Amöbentheilung findet sich in dem Aufsatze von Greeff über die Erdamöben. (Dieses Archiv. Bd. II. p. 321.)

hatte, fand sich im Bodensatze häufig eine unregelmässig rundliche Amöbe mit zahlreichen mehr oder minder langen, oft ziemlich schmalen, jedoch niemals ganz fadenförmigen Pseudopodien, welche aus der hellen hyalinen Rindenschichte, dem Ektosarc, hervorgingen, während die mit Körnchen verschiedener Grösse und Form reichlich durchsetzte mehr dünnflüssige Innenschicht, das Endosarc, ein oder mehrere pulsirende Vakuolen und ziemlich in der Mitte einen oder mehrere Kerne deutlich erkennen liess. Der Bau des Kernes verdient specielle Beachtung. War nur ein Kern vorhanden, so bestand derselbe aus einem rundlichen oder ovalen, glatten und gleichmässig sowie ziemlich stark lichtbrechenden, mattglänzenden Körper, um welchen ein schmaler körnchenfreier Hof zu erkennen war. Der letztere setzte sich jedoch nicht immer so scharf gegen das umgebende körnige Endosarc ab, dass man eine distincte Grenzmembran hätte vermuthen dürfen. So annehmbar es nun auch hiernach erscheinen musste, in dem stark lichtbrechenden, glatt begrenzten rundlichen Körper nur den Nucleolus und in dem umgebenden hellen Hof die äussere Partie des Kernes zu erblicken, so wäre doch auch die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass der dunkle Körper allein den Kern repräsentire. Freilich sprach hiergegen ein Umstand, welchen ich besonders hervorheben will, dass nämlich nicht selten zwei oder mehrere (bis 5) solcher dunkler rundlicher Körper nebeneinander in einer Amöbe vorkamen und dann stets in einer gemeinsamen helleren, jedoch auch nicht immer ganz scharf begrenzten Masse lagen.

In Bezug auf die Artbestimmung des hier geschilderten Thieres muss ich bekennen, meiner Sache nicht ganz sicher zu sein. Hinsichtlich des Characters der Pseudopodien stimmte es am Meisten mit der von Max Schultze in seinem vortrefflichen Polythalamien-Werke beschriebenen und daselbst auf Taf. VII Fig. 21, freilich ohne Rücksicht auf den Kern dargestellten Amoeba polypodia überein, und will ich daher diese Bezeichnung beibehalten, ohne damit behaupten zu wollen, dass hiemit wirklich eine bestimmte wohlcharacterisirte Art, welche sich etwa von Amoeba radiosa Ehrenb. wesentlich unterschiede, bezeichnet sei.

Eines Tages betrachtete ich mit starker Vergrösserung eine einkernige Amöbe dieser Form, welche mir durch ein sehr deutlich markirtes länglich ovales Kernkörperchen aufgefallen war, und bemerkte während des Hinschauens zu meiner Freude, dass dieses

letztere anfing sich zu strecken und gleich darauf eine flache mittlere Einschnürung erhielt. Ich sah jetzt schnell nach der Uhr und fixirte in allgemeinen Umrissen sowohl die ursprüngliche, als die zuletzt wahrgenommene Form der ganzen Amöbe, ihres grossen Kernkörperchens, sowie einer rechts von diesem liegenden kugeligen Vakuole auf einem zufällig zur Hand liegenden Stück Papier. Taf. XXXVI. Fig. 1 u. 2. Als ich wieder hinsah, war das Kernkörperchen schon weit tiefer eingeschnürt, und es zeigten sich auch die beiden breiten Endkolben desselben ein wenig weiter auseinander gerückt. Dabei hatte sich der ganze Körper des Thieres ein wenig in der Richtung der Längsaxe des Kernkörperchens gestreckt. Fig. 3. Kaum hatte ich auch dieses Bild in Umrissen gezeichnet, so zeigte sich bei erneutem Hinsehn nur noch eine dünne fadenförmige Brücke zwischen den weiter auseinander gerückten beiden Hälften des Kernkörperchens. Fig. 4.

Die Form der ganzen Amöbe hatte sich bisher nicht wesentlich geändert, ebenso lag die ziemlich grosse helle Vakuole noch an derselben Stelle rechts vom Kerne.

Als ich dies eben flüchtig auf dem Papiere angedeutet hatte, fand ich beim Wiederhinschaun die Verbindung zwischen den beiden Kernkörperchentheilen völlig zerrissen und die beiden Stücke selbst als zwei ovale glatte Körper schon ziemlich weit auseinander gerückt, wobei der Amöbenkörper sich erheblich gestreckt hatte und die helle Vakuole mit dem einen in der Zeichnung nach oben gelegenen neuen Nucleolus mitgerückt schien, wenigstens noch die gleiche Lage zu demselben bewahrt hatte. Fig. 5. Der als Andeutung der äusseren Kernpartie aufgefasste helle Hof war diesem Theilungsprocess des Kernkörperchens in der Weise continuirlich gefolgt, dass die Entfernung des körnigen Endosarc von der Oberfläche des dunkeln Nucleolus stets an allen Stellen ungefähr die nämliche blieb, und auch an jedem der getrennten Nucleoli sich der nämliche helle Hof von etwa gleicher Breite erkennen liess.

Ich sah jetzt auf die Uhr und bemerkte zu meinem Erstaunen, dass diese ganze Kerntheilung in nur $1\frac{1}{2}$ Minuten verlaufen war.

Eine schon in dem eben berücksichtigten Stadium angedeutete seichte Quereinschnürung des Amöbenkörpers zeigte sich gleich darauf schon bedeutend fortgeschritten, so dass bereits von einer Brücke zwischen zwei sich sondernden breiten Theilen die Rede sein konnte. Diese Brücke blieb ebenso wie die entsprechende Parthie des Amöben-

körpers im vorhergehenden Stadium ganz frei von Pseudopodien, erschien demnach durchaus glatt, während die von einander abgewandten Endflächen der beiden Amöbenhälften ziemlich lang ausgestreckte und sehr bewegliche dünne fingerförmige Pseudopodien zeigten. Fig. 6.

Zu dieser Zeit nahm ich in dem vorher ganz vakuolenfreien Theile drei kleine rundliche helle Räume wahr, während die eine ursprünglich vorhandene grosse Vakuole des anderen Theiles etwas kleiner zu werden schien. Fig. 6.

Das nächste von mir in einer Zeichnung fixirte Stadium habe ich in Fig. 7 dargestellt. Man bemerkt, dass die beiden schon bedeutend auseinandergerückten Hälften der Amöbe nur noch durch einen ganz dünnen Verbindungsfaden zusammenhängen. Die an den abgekehrten Endflächen befindlichen Pseudopodien erscheinen besonders lang und in energischer Thätigkeit beim Fliehen der nach Trennung strebenden Hälften. Jetzt ist entschieden die ursprünglich beobachtete Vakuole kleiner geworden, während sich in dem anderen Theile um den central gelegenen Kern mehrere kleine Vakuolen gebildet haben.

Nachdem diese Zeichnung fertig geworden, war denn auch das letzte Verbindungsfädchen zerrissen, und die beiden, durch Zweitheilung der alten neu entstandenen ziemlich gleich grossen Amöben krochen jede für sich in entgegengesetzter Richtung auseinander, beide ähnlich der Mutter bis auf die geringere Grösse. Fig. 8. Als ich jetzt wieder nach der Uhr sah, fand es sich, dass während des ganzen Theilungsactes der Amöbe, von dem zuerst notirten Beobachtungszeitpunkte an, nicht ganz 10 Minuten verstrichen waren, wovon also auf die Kerntheilung nur $1\frac{1}{2}$ Minuten, auf die alsdann eintretende Körpertheilung etwa $8\frac{1}{2}$ Minuten kamen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXV und XXXVI.

Tafel XXXV.

Fig. 1. Mastigamoeba aspera, in gewöhnlicher Weise kriechend dargestellt. Vergr. 500 : 1.

Fig. 2. Vorderes Ende desselben Thieres. Vergr. 800 : 1.

Fig. 3. Dasselbe Thier in einer ungewöhnlichen Stellung. Vergr. 500 : 1.

Tafel XXXVI.

Fig. 1. Amoeba polypodia, M. Schultze, wie sie sich bei Beginn der Beobachtungsweise darstellte, mit verhältnissmässig wenig langgestreckten Pseudopodien, mit einem Kerne, von dem jedoch nur das grosse ovale Kernkörperchen recht deutlich hervortritt, und mit einer grossen Vakuole. Vergr. 500 : 1.

Fig. 2—8 stellen die auf einander folgenden Theilungsstadien dar. Ausser dem Umrisse ist uur das Kernkörperchen und die Vakuole dargestellt. Vergr. 500 : 1.

Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma.

Von

A. Kowalevsky
in Odessa.

(Hierzu Tafel XXXVII bis XLI.)

Die Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen wurde bisher erst von wenigen Forschern studirt. Savigny und später C. Vogt haben dem Gegenstand nur gelegentlich, bei der anatomischen Beschreibung der Pyrosoma, Beachtung geschenkt. Dagegen widmete Prof. Huxley[1]) im Jahre 1860 der Entwickelung von Pyrosoma, ein tieferes Studium, wobei, wie die Entwickelung aus dem Eie, so auch die Knospung beachtet wurde. Ausserdem erschien vor Kurzem noch eine Untersuchung von Povesi, welche jedoch nur den embryonalen Blutkreislauf behandelt. — In meiner weiteren Beschreibung werde ich öfters die Abhandlung von Prof. Huxley citiren, und es freut mich sehr, fast in allen Zügen seine Angaben bestätigen zu können.

Was meine Beschreibung betrifft, so zerfällt die ganze Entwickelung der Pyrosoma in zwei natürliche Abtheilungen: I. Knospung und II. Entwickelung aus dem Ei. Die Entwickelung aus dem Ei theile ich in zwei Perioden, wobei ich in der ersten die Bildung des Cyathozooid oder die allgemeine embryonale Anlage behandeln in der zweiten hauptsächlich die Knospung des Cyathozooids resp. die Bildung der Ascidizooiden schildern werde.

---

1) Th. Huxley, On the Anatomy and Development of Pyrosoma. Transactions of the Linnean society of London. Vol. XXIII.

Die Knospung der Pyrosoma.

Die Knospung der Pyrosoma wurde schon von Huxley sehr genau beschrieben.

Huxley war der Erste, welcher auch gezeigt hat, dass die Knospe nicht aus einer Verdickung der Haut sich bildet, sondern dass dessen Hauptsysteme aus den entsprechenden Systemen der Mutter unmittelbar abstammen.

Der ganze Vorgang der Knospung wurde von dem englischen Forscher so genau beschrieben, dass ich nur sehr wenig hinzuzusetzen habe. Der Hauptangabe von Huxley, dass Darm und Geschlechtsorgane der Knospe von dem Mutterthiere abstammen, stimme ich vollständig bei und finde noch weiter, in der jüngsten Knospe, die Anlage der Perithoracalröhren und des Nervenrohres.

Schon in der älteren Knospe, welche noch vom Mutterthiere nicht abgetrennt ist, sieht man, wie es schon Huxley angegeben hat[1]), die erste Anlage der künftigen Knospe. (Taf. XXXVII. Fig. 7. III. d. eist.) Diese Anlage (Fig. 7) ist umringt von dem Eleoblast der schon reifen Knospe und besteht aus der röhrenförmigen Fortsetzung des Kiemensackes resp. Darmes (d') und des Eierstocks (eist). Um die erste Anlage der Knospen genauer zu untersuchen, habe ich durch den entsprechenden Theil der älteren Knospe mehrere Querschnitte gemacht und auf der Fig. 1 einen derselben abgebildet. Auf dieser Figur sehen wir, dass in dem von Eleoblast umringten Raume sich zwei Organanlagen befinden, namentlich (d) die Anlage des Darmsystem und (ei) der Eierstock. In dieser primitivsten Form bleibt die Knospenanlage bis zur vollständigen Abtrennung der Mutter und während der ganzen Zeit des Verschwindens des Eleoblast. Nachdem aber das letzte geschehen ist, bemerkt man in der Umgebung des Darmrohrs der Knospe eine Ansammlung von einzelnen Zellen, welche zwischen der Darmsystemanlage (d) sich zur Bildung von Haut und Eierstock anhäufen. Fig. 2. p.

Die von uns abgebildete Knospe tritt noch nicht über die Körperbedeckungen der Mutter hervor und entspricht in dieser Beziehung derjenigen, welche Huxley auf der Fig. 14 Taf. 30 abbildet. Es unterscheidet sich dieselbe jedoch von der als Fig. 1 abge-

---

1) l. c. Taf. 30. Fig. 22 und 23.

bildeten erstens schon durch ihre bedeutendere Grösse, zweitens durch zwei Zellenhaufen (pt), welche an den Seiten der Darmanlage liegen. Am Eierstocke sieht man ein stark entwickeltes Ei, welches bedeutend hervortritt und die kleineren, nach hinten liegenden Eier zum Theil bedeckt. Von wo die beiden Zellenhaufen abstammen, konnte ich nicht ermitteln; ob also dieselben aus den freien Zellen, welche schon oben erwähnt wurden, sich zusammensetzen, oder von den Zellen der allgemeinen Darmanlage abstammen, kann ich nicht entscheiden.

Auf der Fig. 3 führe ich eine viel mehr entwickelte Knospe vor, welche schon über den Körper der Mutter hervorragt und welche der von Huxley auf der Fig. 16 abgebildeten entspricht. Die äussere Haut der Knospe besteht aus ziemlich hohem Cylinderepithelium, dessen Zellen an der Peripherie abgerundet sind. In der Mitte der Knospe sehen wir ein Rohr (d), welches die uns schon bekannte Fortsetzung des Kiemensackes resp. Endostyl der Mutter darstellt. Zu beiden Seiten dieses Rohres findet man zwei Zellenstränge (p), welche dicht an dasselbe angeheftet sind, und in denen man einen deutlichen centralen Spalt beobachtet. Fertigt man Querschnitte in einem entsprechenden Stadium an, so erhält man Präparate, wo die Verhältnisse der inneren Organanlagen sich in der Form darstellen, wie dieselben auf den Fig. 4 und 5 abgebildet sind. Bei den etwas jüngeren Knospen prävaliren die Verhältnisse, wie dieselben auf der Fig. 4 zu finden sind; bei den etwas älteren gewahrt man schon eine weitere Differenzirung der Organanlagen, so wie dieselben auf der Fig. 5 dargestellt sind; man trifft auch gewöhnlich alle Uebergangsstadien.

Ein schon aus zwei Knospen bestehender Stolo ist auf der Fig. 4 abgebildet und wir finden hier dieselben Organanlagen, welche wir schon auf der Fig. 3 gesehen haben mit dem einzigen Unterschiede, dass auf der inneren Seite, bei n, ein Zellenstrang mit einem deutlichen Lumen zu sehen ist. Aus diesem Stadium wurden mehrere Querschnitte gemacht, von denen einer, durch die erste Knospe geführt, auf der Fig. 5, der andere, von der zweiten Knospe, auf der Fig. 6 dargestellt ist.

Wenden wir uns jetzt zur genaueren Musterung der Präparate, so wollen wir die Beschreibung mit demjenigen beginnen, welches auf der Fig. 6 dargestellt ist und auf dem wir die Anlagen aller Organe schon vollständig ausgebildet antreffen. Von aussen ist

die Knospe von einer Haut aus deutlichem Cylinderepithelium umgeben, im Innern finden wir einen viereckigen Raum, dessen Wandungen aus Cylinderzellen bestehen, an der oberen resp. Rückenseite etwas dicker erscheinen und durch eine tiefe Rinne in zwei Hälften getheilt sind. Dieser Raum mit seinen Wandungen entspricht dem centralen Rohre der Knospe, welches wir auf den Fig. 2, 3 und 4 schon gesehen haben und ist also nichts anderes, als das Darmdrüsenblattrohr der Knospe, welches wir als eine unmittelbare Fortsetzung des Kiemensackes der Mutter (Fig. 4. cd. d.) bereits kennen. Zu beiden Seiten dieser Darmsystemanlage sehen wir die Querschnitte der zwei seitlichen Röhren (p. p), welche sich bei weiterer Beobachtung als die seitlichen Perithoracalröhren erweisen. Die erste Anlage dieser Röhren fanden wir schon auf der Fig. 2. p, in Form eines Haufens von Zellen und auf der Fig. 3. p in Form eines Zellenstranges mit einem feinen Spalt in der Mitte; dieser Spalt ist jetzt zu einem Lumen geworden, welches schon auf der Fig. 4. p deutlich zu sehen ist. Bei (n) finden wir einen Querschnitt eines sehr kleinen Rohres, welches uns die Anlage des Nervensystems darstellt. Diese Nervensystem-Anlage haben wir schon auf den Fig. 3 und 4 bei (n) gesehen und werden dieselbe weiter als Nervenrohr bezeichnen.

Ganz entgegengesetzt dem Nervenrohre liegt der Eierstock (eist), mit dem einzigen auf dem Querschnitte getroffenen grossen Eie (ei) da. Das Ei ist von einer Lage von kleineren Zellen umgeben, welche wahrscheinlich auch zur Geschlechtsorgananlage gehören. Zwischen der beschriebenen Anlage der verschiedenen Organe, trifft man zerstreut einige freiliegende Zellen, welche an die Blutkörperchen oder Zellen des sogenannten mittleren Blattes erinnern. Auf dem Querschnitte Fig. 5, welcher durch denselben Stolo geführt ist, nur in der unmittelbaren Nähe des Mutterthieres, aus der ersten Knospe des Stolo, Fig. 4., also aus der Gegend, wo der Stolo sich erst bildet, sehen wir die uns schon bekannten Organanlagen in ihrem, so zu sagen ersten Erscheinen. Darmrohr und Eierstock zeigen in der Hauptsache dieselben Verhältnisse, welche wir auf der Fig. 6 gesehen haben, nur mit dem Unterschiede, dass im Eierstocke nicht nur ein grosses Ei liegt, sondern mehrere grössere Eikeime, welche nur erst später sich zu jungen Eiern formiren. Die Perithoracalröhren (p) treten hier in Form von zweien, aus einer doppelten Reihe von Zellen bestehenden Strängen auf, in denen wir noch kein Lumen

bemerken, auch sieht man noch keinen deutlichen Spalt dazwischen; nur die Grenzen der beiden Zellenschichten scheinen denselben schon anzudeuten. Das Nervensystem ist auch noch nicht angelegt, an der Stelle, wo es später auftritt, sieht man eine nicht deutlich abgegrenzte Zellen-Anhäufung, welche aus den Zellen des mittleren Blattes zu bestehen scheint.

Aus der angeführten Beschreibung der zwei ersten Knospen lässt sich erkennen, dass die Perithoracalröhren sowohl, wie das Nervenrohr, anfangs als einfache Zellenhaufen auftreten und dass erst später in denselben ein Lumen entsteht. Aus welchen Schichten resp. Blättern die ersten diese Haufen zusammensetzenden Zellen abstammen, konnte ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden, sie scheinen mir aber sich aus dem mittleren Blatte zu bilden. Vergleichen wir jetzt die von uns beschriebenen Knospen der Pyrosoma mit den Knospen anderer Ascidien und namentlich mit der Knospe des Didemnium styliferum und Amoroecium, welche in meiner Untersuchung über die Knospung der Ascidien [1]) beschrieben wurden, so finden wir, dass bei den Ascidien, so wie bei der Pyrosoma die Knospe anfangs aus der Darmsystemanlage und Hautschicht besteht; zu denselben kommt beim Didemnium noch der Eierstock hinzu. Diesen primitivsten Anlagen der Knospe schliessen sich bald die Anlagen der Perithoracalräume und des Nervenrohrs an.

Dasselbe sehen wir auch bei der Pyrosoma, mit dem wesentlichen Unterschiede aber, dass bei allen untersuchten Ascidien, die Perithoracalblasen Ausstülpungen des primitiven Kiemensackes sind, während sie bei der Pyrosoma als feste Zellenhaufen auftreten. Mit dieser Verschiedenheit konnte ich mich lange nicht verständigen, immer hoffend auch bei der Pyrosoma die erste Anlage der Perithoracalröhren in derselben Art zu finden, wie bei den Ascidien; aber ungeachtet der grössten Aufmerksamkeit, die ich diesem Punkte widmete, wurde keine ascidienähnliche Bildung wahrgenommen. Immerhin scheint mir aber eine solche möglich, ungeachtet der Klarheit der angeführten Präparate. Es könnte ja der Fall sein, dass die erste Anlage des Perithoracalraumes eine kleine Ausstülpung des Darmrohres darstellt, welche sich sehr schnell von der Darmanlage

---

1) Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. X. p. 441. Taf. XXX und XXXI.

abtrennt und anfangs als ein Zellenhaufen, später als ein Zellenrohr auftritt. Spätere Untersuchungen werden diess entscheiden.

Indem wir jetzt mit der Anlage der Hauptsysteme der Pyrosomenknospe bekannt sind, bleibt uns noch über ihr weiteres Schiksal zu berichten. In dieser Beziehung aber habe ich mich ganz kurz zu fassen, da Huxley fast erschöpfend diesen Gegenstand behandelt hat.

Wenn ich hier noch einmal darüber spreche, so thue ich es aus dem Grunde, um den Lesern dieses Artikels ein Bild des ganzen Vorganges zu geben und die weitere Vergleichung mit Salpen und den sich aus dem Ei entwickelnden Pyrosomen zu erleichtern.

Die weitere allgemeine Entwickelung der Knospe schildernd, beschreibe ich einen Stolo, welcher aus drei Knospen zusammengesetzt ist, von denen die erste, jüngere uns Verhältnisse zeigt, welche wir schon auf den Fig. 3 und 4 gesehen haben, und die zwei anderen Knospen die weitere Ausbildung der schon bekannten Organanlagen.

Die zweite (II) Knospe stellt in der Beziehung eine weitere Bildung im Verhältniss zu der ersten, als ihr Nervenrohr, von der allgemeinen Anlage abgetheilt, somit von dem Nervenrohre der ersten Knospe unabhängig, kürzer erscheint; es hat zwei abgerundete Enden und nimmt, der allgemeinen Richtung des Knospenwachsthums folgend, eine vertikale Lagerung zur früherer Richtung ein. Diese Verschiebung des Nervenrohrs wird hauptsächlich dadurch bedingt, dass aus der Darmsystemanlage ein Vorsprung nach links entsteht, welcher zu der sich schon jetzt bildenden Ingestionsöffnung wird. Dieser Vorsprung verschiebt das anfangs vertikal stehende Rohr. Auf der Bauchseite der Knospe sehen wir auch eine bedeutende Verschiebung der Organe, welche durch den aus der Darmsystemanlage auswachsenden Magen (mg) bedingt wird; der Eierstock ist dabei ganz nach vorn und oben verdrängt und dessen Zusammenhang mit dem Eierstocke der Knospe I zerrissen.

Das Perithoracalrohr hat auch in der Breite etwas gewonnen, doch bleibt es noch in unmittelbarem Zusammenhange mit dem entsprechendem Rohre der ersten Knospe. Von den Kiemenspalten ist noch keine Spur zu sehen.

Auch die Anlage des Eleoblast sieht man schon auf dieser Knospe (el), in Form einer ringförmigen Anhäufung der unter der äusseren Haut liegenden Fettzellen. Diese Zellen stellen sich in Form stark lichtbrechender Körperchen dar.

Wenden wir uns jetzt zur dritten Knospe unseres Stolo, so finden wir, dass dieselbe schon sehr an eine ausgebildete Pyrosoma erinnert und wir sehen auch dabei die fortschreitende Ausbildung der Organe, welche wir nur in Form einfacher Anlagen auf den beiden ersten Knospen getroffen haben.

Die Ingestions- (ig) und Egestions- (eg) Oeffnungen sind schon ganz deutlich angelegt und besonders die erste stellt eine tiefe Umstülpung dar, deren Wandungen von zwei sphincterartigen Muskeln umringt sind. Der Boden dieser Einstülpung ist aber noch geschlossen und communicirt noch nicht mit der Kiemenhöhle. Die Egestionsöffnung hat die Form einer schwachen runden Einsenkung.

Das Darmsystem ist schon weit ausgebildet. Der Kiemenraum oder Kiemensack besteht schon aus den Theilen, welche wir auch bei der ausgebildeten Pyrosoma finden; er hat eine etwas viereckige Form, deren eine Seite von dem Endostyl (en) eingenommen ist; derselbe zieht sich in Form einer doppelten Verdickung der Wandungen des Kiemensackes, von der Ingestionsöffnung bis zum Eleoblast und bildet in dem letzten, dicht bis zur äusseren Haut der Knospe einen blinden Vorsprung (d), die Darmanlage der künftigen Knospe. Dann richten sich die Contouren wieder nach hinten, wo dieselben in grader Linie bis zur Mundöffnung laufen; hier beginnt der eigentliche Darmcanal, aus dem Oesophagus (oe), Magen (mg) und Hinterdarm (d) bestehend. Der letzte hat noch die Form eines blinden Vorsprungs, welcher sich auf die andere Seite der Knospe begiebt und von dort aus sich wieder nach rückwärts richtet. Die hintere Wandung des Kiemensackes setzt sich noch direkt in die Darmanlage der jüngeren Knospen fort, und es entsteht also noch eine unmittelbare Verbindung zwischen dem Darmsystem der ältesten Knospe und der Mutter. Zwischen der Oeffnung (o) und der sich bildenden Ingestionsöffnung bildet die Wandung des Kiemensackes eine kleine Ausstülpung (fl), welche die Anlage der Flimmergrube darstellt; die Flimmergrube senkt sich etwas in das, aus einem Zellenhaufen bestehenden Nervenganglion ein. Die Nervensystemanlage hat jetzt ihre primitive, röhrige Form verloren und besteht aus einem länglichen Haufen von runden Zellen, zwischen denen man nur eine schwache Andeutung der früheren Höhle sieht.

Die beiden Perithoracalröhren bilden jetzt zwei breite Säcke, welche auf der Bauchseite der Knospe zu der sogenannten Cloake (cl) verschmolzen sind. Die innere Wand dieser Säcke liegt jederseit

dicht dem Kiemensacke an und durch eine Verschmelzung derselben mit den Wandungen des Kiemensackes entstehen die anfangs rundlichen, später länglichen Kiemenspalten (ks); nach unten, bei (m), umgiebt diese Wand den Magen und Darm und bildet hier die innere Wandung der Cloake, welche letztere durch die Egestionsöffnung nach aussen mündet.

Um die Bildung dieses mittleren Theiles des Perithoracalraumes resp. der Cloake zu verstehen, muss man sich nur vorstellen, dass die beiden Perithoracalröhren (Fig. 6, p) sich nach unten ausbreiten, endlich an der unteren Seite, unter dem Eierstocke (Fig. 6, eist.) verschmelzen. Durch diese Verschmelzung entsteht ein allgemeiner Perithoracalraum, in dessen beide seitliche Theile die Kiemenspalten und in dessen unterem, mittleren Theile der Anus mündet. Es entstehen somit Verhältnisse, wie dieselben bei der ausgewachsenen Pyrosoma zu finden sind und welche von Huxley schon so eingehend beschrieben wurden. Durch die Verschmelzung der Perithoracalröhren zur Cloake wird der Eierstock nach oben zwischen das Ende des Endostyl und die Schlinge des Darmes gedrängt. Hier sondert er sich in zwei Theile, von denen der eine untere dicht an die Cloakenwand anstösst, und aus einem Ei (ei) und denselben umgebenden Zellen (fe) besteht und in einen anderen Theil, welcher aus einer grösseren Anzahl von Eikeimen zusammengesetzt und ganz vom Eleoblatt umringt ist. Diese beiden Theile des Eierstocks sind schon von Huxley genau beschrieben und wir wissen, dass aus dem der Cloake anliegendem Eie der Embryo der Pyrosoma sich bildet, also dies Ei zur geschlechtlichen Vermehrung dieses Individuum selbst verwendet wird, dagegen die zweite Portion des Eierstocks als Bildungsstätte für die Eierstöcke der künftigen Knospen anzusehen ist.

Wir finden hier, in geschlechtlicher Beziehung, die beiden Salpen vereinigt. Bei den Salpen giebt es bekanntlich zwei Generationen, in der einen entwickelt sich der aus vielen Eikeimen bestehende Eierstock, welcher in den Stolo hineingeht und sich hier zu je einem einzigen Eie vertheilt, sodann die einzelnen Knospen- resp. Kettensalpen, in welchen weiter aus diesem Eie ein Embryo entsteht, wieder mit einem aus mehreren Eikeimen bestehenden Eierstock.

Bei Pyrosoma enthält jede Knospe auch wie die Kettensalpe das einzige grosse Ei zur unmittelbaren geschlechtlichen Vermehrung und, wie die Salpenamme, den Eierstock mit vielen Eikeimen zur Bildung der Geschlechtsorgane der künftigen Knospen.

Die Geschlechtsorgananlagen des Stolo.

Das weitere Schicksal der reifsten von uns genau beschriebenen Knospe besteht darin, dass dieselbe von der Knospe II sich abschnürt, um frei in der Mantelschicht zu liegen, wobei ihre beiden äusseren Oeffnungen sich in die Länge ziehen um in Communication mit dem umgebenden Wasser zu treten.

Bei diesem Wachsthum wird der Eleoblast verbraucht und die von demselben umringten Organe der künftigen Knospe — Darmrohr und Eierstock (eist) — bilden sich weiter aus und treten dabei in Form eines kleinen Höckers hervor. Mit diesen Stadien der Knospe sind wir schon bekannt, da wir mit deren Beschreibung unseren Aufsatz begonnen haben.

Entwickelung des Eies.

Bevor wir zur Entwickelung der Pyrosoma selbst übergehen, wird es wohl passend sein, etwas über die Bildung des Eies zu sagen bis zum Moment des Auftretens des Furchungsprocesses. Das Ei jeder Pyrosoma treffen wir schon in der ersten Anlage der Knospe. Schon die sehr junge Knospe (Fig. 3 und 4) besitzt zwischen den Eikeimen ihres Eierstocks ein etwas mehr ausgebildetes Ei, welches bei weiterem Wachsthum der Knospe zu demjenigem Eie sich gestaltet, welches zur geschlechtlichen Vermehrung dieses Pyrosomen-Individuums verbraucht wird. An diesem Eie (Fig. 2 und 7 ei) unterscheiden wir den Kern, Kernkörper (Nucleolus) und Dotter, alles umgeben von einer epithelialen Haut, welche als Follikelepithel angesehen werden muss (Fig. 7 fe).

Auf diesem Stadium sind die Zellen des Follikelepithels ziemlich flach und sie behalten auch dieselbe Form bei der weiteren Entwickelung des Eies.

Ein bedeutend ausgebildetes Ei mit dem Eileiter bilde ich auf der Fig. 8 ab ; der Dotter ist ganz hell und durchsichtig und an einem Pole desselben, fast unmittelbar unter dem ausgebreiteten inneren Ende des Eileiters, liegt der Kern des Eies mit seinem sehr grossen Kernkörperchen; um den Kern sieht man eine feine Schicht etwas körniger Substanz. Das ganze Ei ist von aussen von einer Membran

aus sehr flachen Zellen umgeben. Huxley auf der Taf. 31, Fig. 3 und 4 s zeichnet das Epithel des Eifollikels als ein ziemlich hohes Cylinderepithel; ich lenkte auch meine Aufmerksamkeit auf dies Epithelium, fand es aber immer flach und nie cylindrisch.

Ausser den Epithelzellen des Follikels sieht man auf der Oberfläche des Eies dieses Stadium keine andere Zellen; nimmt man oben ein etwas mehr ausgewachsenes resp. reiferes Ei (Fig. 9), so gewahrt man auf der Oberfläche desselben einzelne Körnchen, welche besonders an schwach gefärbten Eiern scharf hervortreten. Bei etwas genauer Untersuchung erweist es sich, dass diese Körnchen nichts anderes als Zellen sind, welche zwischen dem Follikelepithelium und dem Dotter liegen. Anfangs ist die Zahl dieser Zellen sehr gering; so auf dem (Fig. 9) abgebildeten Eie sieht man auf der ganzen einen Hälfte desselben nur neun solcher Zellen. Bei weiterem Wachsthum des Eies aber wird ihre Zahl immer grösser und grösser, bis dieselben am ganz reifen Eie schon eine ganze Schicht wenn auch zerstreuter Zellen bilden.

Zugleich mit dem Auftreten dieser Zellen bemerkt man zwischen dem Follikelepithelium und dem Dotter einen kleinen Spalt, erfüllt von einer hellen Flüssigkeit. Derselbe wurde schon von Huxley gesehen und beschrieben, er spricht aber nicht von den darin liegenden Zellen. Die Abstammung dieser Zellen ist nicht besonders schwer zu sehen, und fixirt man die Oberfläche eines Eies, an welchem diese Zellen schon auftreten, also ein etwas reiferes als auf der Fig. 9 abgebildetes Ei, so sieht man, dass einige (a) der sonst sehr flachen Follikelzellen (Fig. 10 ep) sich etwas vergrössern und nach innen hervortreten (ife'); weiter findet man daneben auch solche, welche von der Membran sich ganz abgetheilt haben und frei auf dem Dotter aufliegen (ife).

Beim ganz reifen Ei vereinigen sich diese Zellen meistens zu kleineren oder grösseren Gruppen (Fig. 11, 12 und 13). Vergleichen wir die Entstehung und Lagerung dieser Zellen mit den ähnlichen Bildungen bei anderen Tunicaten, so fällt uns besonders auf die Uebereinstimmung derselben mit den sogenannten Testazellen der Ascidieneier. Besonders stimmt deren Entstehung mit der Bildung der entsprechenden Zellen bei Ascidia intestinalis, wie ich sie beschrieben habe [1]).

---

1) Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskopische Anat. Bd. VII. p. 103 u. 104. Taf. X.

Wir treffen also auch hier diese Testazellen, deren Entstehung aus den Zellen des Follikelepithels hier noch viel leichter zu sehen ist, als bei den Ascidien.

In diesen neuen Resultaten finde ich noch einen Beleg für die Richtigkeit meiner früheren Angaben, dass die sogenannten Testazellen nicht aus dem Dotter, sondern aus dem Follikelepithelium herstammen. Ungeachtet der widersprechenden Resultate von Kupffer[1]), Metschnikoff[2]) und Semper[3]) halte ich auch für die einfachen Ascidien die von mir früher ausgesprochene Ansicht aufrecht. Die Angabe von R. Hertwig, dass die Testazellen keinen Antheil an der Bildung des Mantels der jungen Ascidie nehmen, habe ich neulich selbst geprüft und finde dieselbe ganz richtig. Wir sehen somit bei den Ascidien, was auch so oft bei anderen Thieren geschieht, dass einige Zellen des Follikelepithels, nach der Reife des Eies noch an demselben angeheftet bleiben. Was als eine zufällige Erscheinung bei anderen Thieren vorkommt, ist hier zu einem constanten Verhalten geworden; wahrscheinlich erfüllen diese Zellen ausserdem noch eine gewisse physiologische Funktion; vielleicht als Vermittler der Athmung des sich entwickelnden Eies und Embryo's oder etwas dem ähnliches.

Hier, bei der Pyrosoma, ist es noch deutlicher, dass diese Zellen nicht aus dem Bildungsdotter entstehen können. Die ganze Masse des Eies besteht aus dem Nahrungsdotter und nur an einem Pole des Eies liegt das eigentliche Protoplasma, der Bildungsdotter; die Testasellen entstehen gerade an dem Theile des Eies, welcher exclusiv aus dem Nahrungsdotter besteht. Es wäre kaum möglich anzunehmen, dass diese sonst vollständig deutlichen Zellen, mit Kern und Kernkörper versehen, aus dem Nahrungsdotter abstammen.

Ihr weiteres Schicksal bei den Pyrosomen, ist, wie wir auf den folgenden Seiten sehen werden, von dem der entsprechenden Zellen bei einfachen Ascidien verschieden. Diese Zellen — welche hier vielleicht als Dotterbildungszellen functioniren — werden sammt dem Dotter von der Keimscheibe umwachsen und als Nahrungsmittel

1) C. Kupffer, Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 8. p. 367 u. f.

2) Metschnikoff, Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXII.

3) C. Semper, Entsteh. d. Cellulose-Epidermis der Ascidien. Verhandl. d. phys. med. Gesellschaft. n. F. VIII. B.

oder als Blutkörperchen verbraucht. Bis zu der Zeit, wo im Cyathozooid noch ein Tropfen Dotter bleibt, umgeben ihn diese Zellen in Form eines immer dichter werdenden Netzes, bis sie endlich mit dem Verschwinden des Cyathozooid auch zu Grunde gehen, resp. von dem Ascidizooid in Form der ernährenden Blutflüssigkeit absorbirt werden. Diese Erscheinung steht in der Thierwelt nicht vereinzelt da, wir sehen so viele Fälle, wo die Bildungsdotterzellen in den Dotter selbst eindringen und zu fettartigen Tropfen werden, auch der ganze Dotter als Nahrungsmaterial dem Embryo dienen kann.

Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma.

I. Periode.

Im Eierstocke der Pyrosoma findet man bekanntlich nur ein, sich zum Embryo entwickelndes Ei. Dies Ei besteht aus einem das Keimbläschen umgebendem Protoplasma-Klümpchen, welches auf dem bedeutend entwickelten Nahrungsdotter liegt. Der Embryo bildet sich nur aus dem eigentlichen Eie, oder, wie gewöhnlich gesagt wird aus dem Bildungsdotter.

Was die Bildung des Embryo betrifft, so beginnt dieselbe ganz in derselben Weise wie bei anderen meroblastischen Eiern, es erleidet nämlich der sog. Bildungsdotter einen vollständigen Furchungsprocess und aus den hierdurch entstandenen Zellen bildet sich die Embryonalanlage aus. Bekanntlich wurde dieser so allgemeine Vorgang von Huxley für die Pyrosoma geleugnet, was damit zu erklären ist, dass der berühmte englische Forscher seine Untersuchungen an Spiritusexemplaren angestellt hat. An frischen lebenden Exemplaren konnte ich aber beobachten, dass die Pyrosomen in dieser Beziehung keine Ausnahme machen, dass deren Ei nur einen partiellen Forschungsprocess durchlaufen soll, wobei ich die Theilung in zwei, vier, acht und weiter in zehn Furchungskugeln beobachtete.

Vor der Theilung hat das Ei durchaus das Ansehen wie ein Fischei vor der Segmentation. Der ganze sog. Bildungsdotter liegt an einem Pole (Fig. 11) und ist dabei ziemlich scharf von dem Nahrungsdotter abgegrenzt. Oben auf dem Bildungsdotter, so wie überall auf dem Eie sieht man die zerstreuten inneren Follikelzellen (fe). Am oberen Pole des Bildungsdotters, den grössten Theil desselben

bedeckend, liegt der jetzt bedeutend ausgebreitete centrale Theil des Eileiters (el), mit lebenden und sich bewegenden Spermatozoen erfüllt. Von oben aus gesehen (Fig. 12) bemerkt man die schon erwähnten Bildungs- und Nahrungsdotter, den Eileiter und die denselben erfüllenden Spermatozoen, von denen viele über die ganze Oberfläche des Eies ausgetreten sind. Bei dieser Lagerung sieht man noch deutlich den etwas in die Breite ausgezogenen Kern.

Die Theilung in zwei wurde auch öfters beobachtet; es wiederholen sich genau dieselben Vorgänge, welche bei den Teleostiern schon so allgemein bekannt sind. Die Furchung erfolgt vermittelst einer sich von oben immer tiefer einsenkenden Rinne (Fig. 13), wobei man in jeder Furchungskugel einen strahlenförmigen Kern beobachtet. Die Theilung des Kernes geht wahrscheinlich der Theilung des Dotters voraus, obgleich ich dasselbe nicht unmittelbar beobachtet habe.

An den Eiern in diesem Stadium waren die inneren Follikelzellen in grosser Zahl um die Furchungskugeln gesammelt; die Furchungskugeln selbst waren nur von oben abgerundet, unten sassen sie mit breiter Basis auf dem Nahrungsdotter. Der Eileiter und dessen centraler, ausgebreiteter Theil waren noch deutlich zu sehen, so wie den letzteren erfüllende und sich bewegenden Spermatozoen.

Das unmittelbar folgende Stadium, welches vier Furchungskugeln (Fig. 11) erkennen lässt, wurde auch beobachtet und ich gebe aus demselben eine Abbildung der vier Kugeln, von denen zwei in einer weiteren Theilung begriffen sind.

Die weiteren Furchungsstadien stellen gar nichts eigenthümliches dar, die Theilung geht immer weiter und weiter fort, wobei wir diejenigen Erscheinungen beobachten, welche bei Teleostiereiern schon längst beschrieben sind.

Als unmittelbares Resultat der Furchung finden wir endlich einen Haufen von noch ziemlich grossen Zellen, welche den einen Pol des Eies bedecken und dem Stadium entsprechen, welches unter dem Namen der Maulbeerform bekannt ist (Fig. 19). — Bei den weiteren Theilungen der noch grossen Zellen wird der Umriss des Keimes immer glatter und glatter und sieht jetzt bei kleiner Vergrösserung so aus, wie ein noch nicht getheiltes Ei (Fig. 16). — Aus diesem Stadium wurden mehrere Querschnitte angefertigt, welche die Zellenverhältnisse uns verdeutlichen sollen. — Auf der Fig. 17

gebe ich die Zeichnung eines der am besten gelungenen Querschnitte und wir sehen auf denselben den aus sehr deutlichen embryonalen Zellen bestehenden Haufen, welcher noch keine Schichtung erkennen lässt. In jeder Zelle gewahrt man den Kern je mit einem oder zwei Kernkörperchen versehen, auch trifft man mehrere, in Theilung begriffene Zellen. — Zwischen den ganz gleichartig aussehenden Zellen liegen auch einige kleinere, welche besonders an gefärbten Präparaten in die Augen fallen, es sind gewöhnlich viel kleinere Zellen, welche zwischen den anderen gewissermassen eingekeilt vorkommen und sehr wenig den Kern umgebendes Protoplasma besitzen. Zu den beiden Seiten des Zellenhaufens findet man, zwischen denselben und der äusseren Hülle und auch zwischen dieser und dem Dotter, kleine, sich sehr stark färbende Kugeln oder Körnchen, welche unzweifelhaft die inneren Follikelzellen sind, wie es uns die Vergleichung mit den früheren Stadien erkennen lässt. Schon bei der geringen Vergrösserung, bei welcher die Fig. 17 gezeichnet ist, sieht man, dass diese Körper nicht einfache Zellen sind, sondern Aggregate von kleinen Kügelchen; nimmt man bedeutend stärkere Vergrösserungen, so überzeugt man sich, dass diese Haufen aus einer grösseren oder kleineren Anzahl von Zellenkernen bestehen, zwischen denen nur sehr wenig Protoplasma zu sehen ist. Auf der Fig. 18 ist ein Theil des Randes des Keimes bei sehr starker Vergrösserung dargestellt; hier bemerken wir erstens die Zellen des Keimes selbst; zweitens besonders stark gefärbte Zellen (z′), weiter über dem Dotter ein Haufen von Kernen (ż). Im Dotter selbst findet man zwei Zellenhaufen eingedrungen, und dabei im unteren Haufen zwei, im oberen vier Kerne, welche alle von feinkörnigem Protoplasma umgeben sind. Zwischen dem Protoplasma dieser Zellenhaufen und dem Dotter selbst ist ein bedeutender Unterschied, so dass kein Missverständniss hier möglich ist. Ob diese im Dotter liegenden Zellenhaufen von den Zellen des Keimes selbst abstammen, oder in den Dotter eingedrungene Haufen der Follikelzellen sind, kann ich nicht entscheiden — das letzte scheint aber wahrscheinlicher zu sein. Somit gelangen wir durch eine Reihe von Uebergangsstadien zu einer Keimscheibe, welche einen kleinen, aus gleichförmigen Zellen zusammengesetzten, von oben glatten Haufen darstellt; mit diesem Stadium ist der Furchungsprocess zu Ende und nun geht die Bildung der Keimblätter und der Organanlagen vor sich.

Die unmittelbar weiter folgenden Stadien gelang mir nicht aufzufinden; ich habe nur die schon bedeutend mehr entwickelten Keimscheiben getroffen, an denen die zwei Keimblätter schon vollständig ausgebildet waren.

Es wäre hier vielleicht am Ort zu erwähnen, dass der centrale ausgebreitete Theil des Eileiters, in dem die Spermatozoen liegen, während der Furchung allmählich verschwindet; die denselben zusammensetzenden Zellen runden sich ab, werden zu einzelnen oder zu mehreren gruppirten Zellen, welche unter das äussere Follikelepithel treten und auch, aller Wahrscheinlichkeit nach, die Zahl der inneren Follikelzellen vermehren.

Die jüngste, von mir untersuchte (Fig. 19) Keimscheibe ist ganz flach, bedeutend in die Breite gezogen und besteht aus einem centralen helleren Felde (f), welches von breiten und stark entwickelten Rändern (r) umgeben ist. Die Ränder schienen mir immer ganz dicht auf dem Dotter aufzuliegen, dagegen der centrale, hellere Theil etwas aufgehoben zu sein, als ob darunter sich eine kleine Höhle befände. — Schon auf dieser Keimscheibe konnte man das vordere und hintere Ende unterscheiden; an dem vorderen Ende war die Keimscheibe abgerundet und deren verdickter Rand dünner als am hinteren Ende, wo derselbe etwas nach innen hervortrat. Beim Drehen des Eies gelang es einige Male, dasselbe in eine solche Lage zu bringen, dass die Keimscheibe im optischen Querschnitte untersucht werden konnte, dabei ergab sich, dass dieselbe schon aus zwei Keimblättern bestand. Die näheren Verhältnisse dieser Blätter konnten aber hier nicht aufgeklärt werden, indem alle Versuche, Querschnitte anzufertigen, missglückten. Am vorderen Ende der Keimscheibe sieht man eine kleine rundliche Scheibe (n), welche aus einer Verdickung des oberen Blattes besteht und die erste Anlage des Nervensystems darstellt.

Auf der folgenden Fig. 20 habe ich ein Stadium dargestellt, an welchem wir schon die erste Anlage der für die Tunicaten so charakteristischen Perithoracalröhren finden. Die Keimscheibe selbst ist etwas in die Länge gezogen, wobei sie am vorderen Ende breiter erscheint. Der Rand der Keimscheibe ist an der vorderen Hälfte feiner, an der hinteren breiter geworden. Das innere Feld ist auch gewachsen und auf demselben bilden sich zwei scheibenartige Einsenkungen (p) der oberen Schicht der Keimscheibe. Das ist die

erste Anlage der Perithoracalräume, welche also ganz in derselben Weise entstehen wie bei den einfachen Ascidien [1]).

Auf der folgenden Fig. 21 sehen wir eine Keimscheibe, welche sich von der Fig. 20 nur dadurch unterscheidet, dass die beiden Perithoracalröhren schon bedeutend verlängert sind, ganz unter dem oberen Blatte liegen und nach aussen sich nur durch die breiten Mündungen (p) öffnen.

Nach innen, von den jetzt scharf begrenzten Röhren sieht man zwei Längsstreifen, welche eine hellere, centrale Fläche begrenzen. Auf den beiden letzten Stadien erkennt man sehr deutlich die schon erwähnte Scheibe (n), welche immer dieselbe Lagerung behält, die sie beim ersten Auftreten hatte. Aus einer Keimscheibe, welche der auf der Fig. 21 dargestellten sehr ähnlich ist, habe ich mehrere aufeinander folgende Querschnitte gemacht, von denen ich drei auf den Fig. 22, 23 und 24 abbilde.

Die Fig. 22 stellt einen Querschnitt aus der vorderen Hälfte der Keimscheibe dar und aus demselben erweist sich, dass die Keimscheibe aus zweien, deutlich von einander geschiedenen, und dem Dotter unmittelbar aufliegenden Keimblättern besteht. — Die beiden Keimblätter bestehen aus einer Reihe von cylindrischen Zellen, nur das obere Blatt in der Mitte und das untere in seinen seitlichen Theilen scheint aus zwei Zellenreihen zusammengesetzt zu sein. — Zwischen den beiden Keimblättern konnte ich keine Zellen des mittleren Blattes auffinden, so wie auch der unterliegende Dotter, ganz zellenfrei erschien.

Auf der Fig. 23 gebe ich einen Querschnitt, welcher durch den Theil der Keimscheibe geführt ist, wo die Einsenkungen der Perithoracalröhren schon beginnen. Hier sehen wir, dass zu beiden Seiten der Mittellinie sich zwei Gruben befinden, welche aus etwas kleineren Zellen des oberen Blattes bestehen. Die Stelle des oberen Blattes, welche zwischen den beiden Einsenkungen der Perithoracalröhren liegt, besteht aus einer Zellenreihe, nur sind an dasselbe von unten eine Reihe von Zellen gedrängt und so dicht mit demselben verbunden, dass ich nicht mit Sicherheit sagen kann, ob diese Zellen dem mittleren oder oberen Blatte angehören — im letzten Falle bestände dieses aus zwei Zellenreihen. Das untere

---

1) A. Kowalevsky, Weit. Beitr. z. Ent. d. einf. Ascidien. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. 7. Taf. XII. Fig. 30 u. 31.

Blatt ist hier überall aus einer einfachen Reihe von cylindrischen Zellen zusammengesetzt und folgt den Einsenkungen des oberen Blattes genau nach; an seinen beiden äusseren Enden (d′ d′) biegt er sich nach innen um, und seine Zellen richten sich gegen die Mittellinie; die Zellen des oberen Blattes aber setzen sich weiter nach unten auf der Oberfläche des Dotters fort, wobei sie sich stark abflachen und endlich vollständig schwinden.

Aus derselben Keimscheibe wurde noch ein Querschnitt gemacht, welcher jedoch etwas schief ausfiel, aber für uns in soweit noch nützlich erscheint, dass wir auf einem und demselben Präparate (Fig. 24) einerseits die noch nicht geschlossene Rinne der Perithoracalröhre sehen, auf der andern Seite aber schon ein vollständiges Rohr. Links finden wir im oberen Blatte eine sehr tiefe Einsenkung (p), welche auch das untere Blatt tief nach unten drängt, rechts sehen wir schon ein vollständiges Rohr (p′), welches vom oberen Blatte getrennt ist. — Die Zellen des unteren Blattes unterscheiden sich nicht von der Form, welche sie auf der früheren Figur hatten, nur sind diejenigen, welche sich nach unten umbiegen, viel flacher geworden (d′) und etwas mehr auf dem Dotter ausgebreitet. — Das mittlere Blatt besteht aus einzelnen, zerstreuten Zellen, welche zwischen den beiden Blättern liegen und besonders auf der mehr ausgebildeten rechten Seite des Präparates hervortreten.

Die ganze Keimscheibe liegt mit ihrer ganzen unteren Fläche unmittelbar auf dem Dotter und nur in den Theilen, wo das untere Blatt sich auf die Bauchseite umschlägt, sehen wir kleine von Dotter freie Räume (Fig. 23 und 24), welche mit heller Flüssigkeit gefüllt sind.

Nachdem wir also die Keimscheibe genauer kennen gelernt haben, kann dies Stadium uns als Ausgangspunct bei der weiteren Beschreibung der Entwickelung der Pyrosoma dienen; bevor wir aber weiter gehen und die fortschreitende Bildung der schon in ihrer ersten Anlage angedeuteten Organe verfolgen, wird es vielleicht nicht überflüssig sein, noch einen Rückblick auf die drei letzten beschriebenen Stadien zu machen. — Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Keimscheibe bald nach der Furchung in zwei Keimblättern zerfällt, welche auf der Fig. 22 zu sehen sind. — Vergleicht man die jüngste Scheibe und deren Querschnitt, so erklärt es sich, dass die beiden Keimblätter aus Zellenreihen bestehen, welche aller Wahrscheinlichkeit nach durch einfache Spaltung des auf der Fig. 17 ab-

gebildeten Stadium entstehen. Es sind keine andern Elemente da, auf welche man die Abstammung eines der beiden Keimblätter zurückführen könnte, das einzige Material bilden die aus der Furchung des Eies entstandenen Zellen, welche anfangs einen Höcker oder Cumulus auf dem Dotter bilden. Was die Bezeichnung der beschriebenen Keimblätter betrifft, so ist das obere als äusseres oder Hautblatt, das untere als Darmdrüsenblatt zu bezeichnen. Die Abstammung der schon jetzt auftretenden Zellen des mittleren Blattes konnte ich nicht genauer verfolgen.

Eine viel mehr fortgeschrittene Keimscheibe sehen wir auf der Fig. 25. Es ist leicht, die dieselben zusammensetzenden Theile auf das letzte uns schon bekannte Stadium zurückzuführen; der einzige wesentliche Unterschied besteht in der viel stärkeren Entwickelung der Perithoracalröhren und dem bedeutenden allgemeinen Auswachsen der ganzen Scheibe, sowie in dem schärferen Hervortreten der Nervensystemanlage. Um das Verhältniss dieser Scheibe zum ganzen Eie zu veranschaulichen, habe ich dieselben auch auf der Fig. 26 gezeichnet. Hier nimmt die Keimscheibe noch einen unbedeutenden Theil der Eioberfläche ein und ist an den vorderen und seitlichen Theilen von einer Area von Zellen umgeben. — Querschnitte aus diesem Stadium gelangen nicht selten. Auf einem der letzteren, Fig. 27, finden wir, dass die Keimscheibe noch aus denselben Theilen zusammengesetzt ist, welche wir schon früher gesehen haben und dass der einzige Unterschied in einer gewissen Abhebung der Keimscheibe vom Dotter besteht und dem stärkeren Austritt der Zellen des Darmdrüsenblattes, von denen die am meisten fortgeschrittenen ganz flach sind. Als eine viel weiter ausgebildete Keimscheibe ist die auf der Fig. 28 abgebildete anzusehen. Dieselbe unterscheidet sich von der von uns früher beschriebenen durch eine bedeutendere Ausbildung der schon bekannten Organe und das Auftreten von einigen neuen. — In der allgemeinen äusseren Form weicht sie von der auf der Fig. 25 abgebildeten wegen ihrer bedeutenden Länge und schärferer Abrundung am vorderen und hinteren Ende ab. — Weiter finden wir, dass die Oeffnungen der schon uns bekannten Perithoracalröhren jetzt bedeutend nach vorne gerückt sind und zu gleicher Zeit etwas nach innen gerichtet, wobei dieselben ganz dicht an die, in der Mitte liegende Nervenscheibe (n) stossen. — Was die letztere betrifft, so ist dieselbe zu einer tiefen Rinne (r) geworden, mit zwei breiten seitlichen Wülsten (n′).

Schon auf der Scheibe Fig. 25 konnte man den etwas eingesenkten centralen Theil bemerken; hier bildet derselbe aber eine ächte und tiefe Rinne. An dem vorderen Ende der Nervenscheibe ist die Rinne schon zum Theil geschlossen und nur weiter nach hinten noch weit offen. Wir finden also hier diese wichtige Erscheinung, dass das Nervensystem in seiner ersten Anlage als eine Rinne des oberen Blattes auftritt.

Neben der linken Perithoracalröhre sieht man ein neues Organ (pc) entstehen, in Form eines am vorderen Ende keulenförmig verdickten und etwas nach innen gebogenen Rohres. Dies Rohr ist die erste Anlage des Pericardiums des Cyathozooids, welche ich beobachtet habe. Das vordere verdickte Ende liegt zwischen dem Perithoracalrohre und dem Darmblatte. Die Wandungen dieses Rohres sind überall ziemlich dünn, nur deren vordere Wand scheint stark verdickt zu sein, wobei dieser Theil sich auf dem Darmblatte ausbreitet.

In der Mitte des hinteren Endes der Keimscheibe gewahrt man ein paariges Organ, welches, von oben beobachtet, in Form von zwei Strängen (en) auftritt und von denen ähnliche Stränge (f) längs dem inneren Rande des Perithoracalrohres verlaufen. — Die zwei inneren Stränge, wie wir weiter auf dem Querschnitte sehen werden, stellen nichts anderes als zwei längliche Verdickungen des Darmblattes dar und sind die erste Anlage des Endostyls.

Einen Querschnitt aus dem hinteren Ende dieser Scheibe habe ich auf der Fig. 29 abgebildet und wir sehen auf demselben schon einen bedeutenden Unterschied von dem Querschnitte, welcher auf der Fig. 27 dargestellt ist. — Die centrale Darmsystemanlage ist auf dem angeführten Schnitte schon zu einem Rohre geschlossen, dessen untere Wandung aus sehr flachen ausgebreiteten Zellen besteht. Die obere Hälfte des Darmblattes ist aus ziemlich hohen Cylinderzellen aufgebaut und bildet mehrere Falten, von denen die innere (en) den schon von oben dargestellten zweien Strängen (Fig. 29 en) entspricht und somit die Anlage des Endostyls abgiebt. Zu den Seiten dieser Stränge sah man, von oben betrachtet, einen helleren Theil (f'), welcher dem horizontal liegenden Theile des Darmblattes entspricht und die wieder nach unten gerichtete Wand entsprechend dem Strange f Fig. 28, welcher sich längs der inneren Seite des Perithoracalrohres zieht; kurz, bei der Beobachtung der Keimscheibe von oben haben alle vertical stehende

Theile des Darmblattes das Ansehen von festeren Streifen oder Strängen. — Zwischen dem Darmblatte und dem oberen Blatte trifft man viele zerstreute Zellen an, welche sich in grösserer Zahl über der Anlage des Endostyls ausbreiten. In den Falten des Darmblattes liegen die Querschnitte der beiden Perithoracalröhren (p) und neben dem links gelegenen Rohre sieht man noch einen kleinen Ring (pc), welcher den Querschnitt des hinteren Endes des Pericardiumrohres darstellt. — Zu beiden Seiten der Keimscheibe, vom oberen Blatte desselben bedeckt und dem Dotter unmittelbar aufliegend, findet man die Zellen (z), welche die Keimscheibe ringförmig (Fig. 26 z) umgeben.

Auf der Fig. 30 habe ich ein Stadium dargestellt, auf dem die Keimscheibe schon sehr nahe zu ihrer definitiven Ausbildung (besser der Knospung) steht. Von dem früheren Stadium unterscheidet sich das jetzt angeführte durch die bedeutendere Grösse, durch die beginnende Verschmelzung der Mündungen der Perithoracalröhren, die weitere Schliessung der Nervenrinne, die beginnende Bildung des eigentlichen Herzens, die Länge des Endostyls und die Scheidung der Perithoracalröhren in einen vorderen, dünneren und hinteren, dickeren Abschnitt. — Aus diesem Stadium der Keimscheibe ist es mir gelungen, viele Querschnitte anzufertigen, welche uns über die Verhältnisse des Nervensystems, des Herzens und der Perithoracalröhren aufklären werden.

Die vorderen Enden oder die Mündungen der Perithoracalröhren begegnen sich, indem sie nach vorne und innen immer mehr und mehr wachsen, und die Ränder, welche die Mündungen begrenzen, schmelzen zusammen (Fig. 30). Es entsteht somit anfangs ein sehr breites, von ziemlich hohen Rändern umgebenes Feld, welches die allgemeine Mündung (d) der jetzt verschmelzenden vorderen Enden der Perithoracalröhren darstellt; je weiter die Entwickelung geht, desto enger wird dieser Raum, bis es bald nur ein kleines Loch darstellt (Fig. 35 u. 36). Bei dieser Verschmelzung der erwähnten Mündungen beobachtet man eine Verschiebung der Nervenanlage, welche, von den sich bildenden vorderen Enden der Perithoracalröhre umwachsen, gewissermassen überbrückt wird. — Dieser Vorgang ist leicht verständlich, sobald man die respective Lage der äusseren Mündungen der Perithoracalröhren der Fig. 28 und 30 vergleicht.

Die Nervenrinne ist in ihrem vorderen Theile schon geschlossen

und begrenzt auch hier eine deutliche Höhle (h), am hinteren Ende aber sieht man noch eine längliche Oeffnung (o), vermittelst deren das Nervenrohr noch nach aussen mündet. Bald verschwindet auch der letzte Rest des Zusammenhanges des Nervenrohrs mit dem oberen Blatte und dann liegt es im Bereiche des mittleren Blattes, resp. zwischen dem oberen und dem Darmblatte.

Die Querschnitte aus der hinteren Hälfte, welche schon den Endostyl treffen, stimmen so sehr mit den auf der Fig. 29 angeführten überein, dass ich sie nicht weiter zu zeichnen brauche, und mich auf die Fig. 29 berufen kann.

Auf der Fig. 31 habe ich die Zeichnung eines Querschnittes gegeben, welche über das vordere Ende der Scheibe geht, namentlich in der Gegend (Fig. 30) wo die Mündungen der Perithoracalröhren schon verschmolzen sind. Hier sehen wir (Fig. 31) den Querschnitt der Ränder, welche die Mündung (cl) begrenzen und in der Mitte von einer Reihe von Zellen — dem oberen Blatte — bedeckte Zellenhaufen, in deren Centrum man ein kleines Lumen sieht. Das ist der Querschnitt des hier schon geschlossenen Nervenrohres (n). Unmittelbar unter dem Rohre sieht man eine Reihe von kleinen Zellen, (p), welche wahrscheinlich dem vorderen Ende des Darmblattes angehöre.

Weiter nach unten liegt der Dotter, auf welchem man an den beiden peripherischen Enden der Keimscheibe einige Zellen (z) trifft.

Auf der Fig. 32 gebe ich einen Querschnitt derselben Keimscheibe, welcher in der Gegend geführt ist, wo das Nervenrohr noch nicht geschlossen ist und eine ziemlich tiefe Rinne (r) darstellt. Der Querschnitt ist so gelegt, das er die Anlage des Herzens kaum getroffen hat und das lässt mich vermuthen, dass die zur Anfertigung der Schnitte genommene Keimscheibe etwas jünger war, als die auf der Fig. 31 dargestellte. Jedenfalls sehen wir auf der Fig. 32 die Rinne (r), deren Ränder noch weit von einander abstehen und sich weiter nach rechts und links in die Zellen des oberen Blattes unmittelbar fortsetzen.

Zwischen dem oberen Blatte und dem Dotter fanden wir schon ein vollständig von unten geschlossenes Darmblatt, dessen unter dem Dotter aufliegende Hälfte aus sehr flachen, auf dem Schnitte spindelförmigen Zellen besteht. Zu beiden Seiten der Nervenrinne, zwischen dem Darm- und oberem Blatte sieht man die beiden Perithoracalröhren und an der rechten Seite einen kleinen Haufen von

Zellen, welcher wahrscheinlich das vordere Ende der Herzanlage resp. des Pericardium darstellt. Auf dem Querschnitte der weiteren Stadien (Fig. 41 u. 42), welche wir später anführen werden, finden wir das Nervensystem als ein ganz geschlossenes Rohr. (Fig. 41 u. 42 n.)

Der Querschnitt Fig. 31 und die Fig. 28 und 30 beweisen uns aber, dass das Nervensystem der Keimscheibe als eine Rinne des oberen Blattes angelegt wird, und dass durch deren Schliessung resp. Zusammenwachsen der Ränder das Nervenrohr entsteht. Wir finden also hier Verhältnisse, welche mit den entsprechenden Vorgängen bei Fischen übereinstimmen.

Die Fig. 33 zeigt uns einen Querschnitt von der Gegend zwischen dem Ende der Nervensystemanlage und dem Anfange des Endostyls; diese Figur zeigt uns die allgemeinen Verhältnisse, wie wir dieselben schon aus anderen Querschnitten kennen. Es sind zwei Puncte besonders zu beachten; erstens die Anlage des Herzens, welche hier aus einer flachgedrückten, das Pericardium pc., Blase besteht, deren Boden einen kleinen Vorsprung (h) nach innen macht. Wie wir später sehen werden, wird die ganze Blase eigentlich zum Pericardium und nur die sich jetzt bildende Einstülpung dessen untere Wand (h), zum eigentlichen Herzen.

Den zweiten Punkt, auf welchen wir unsere Aufmerksamkeit hier zu richten haben, ist der, dass das Darm- und obere Blatt in ihren mittleren Theilen dicht aneinander stossen und hier keine Zellen des mittleren Blattes zu sehen sind.

Ich habe sehr viele Querschnitte aus dieser Gegend untersucht und fand immer die gleichen Verhältnisse, nämlich, dass die beiden Blätter hier dicht aneinander liegen. Dies ist in der Beziehung von gewisser Wichtigkeit, weil es uns beweist, dass zwischen der Anlage des Nervensystems des Cyathozooids und dem Nervensysteme der später auftretenden Knospen — Ascidizooiden — kein unmittelbarer Zusammenhang existirt.

Mit diesem Stadium können wir die Beschreibung der Keimscheibe resp. des Cyathozooids von Huxley eigentlich beschliessen und haben nur noch ihre respective Lage auf dem Ei oder genauer dem Dotter zu erwähnen. Auf der Figur 34 ist ein Ei dargestellt, auf dem die ausgebildete Keimscheibe resp. der Cyathozooid liegt. Dessen einzelne Theile sind ganz dieselben, welche wir auf der Fig. 30 sehen; die Figur ist nur bei kleinerer Vergrösserung dargestellt und gezeichnet von einem aufbewahrten Exemplare, auf welchem man

die Einzelheiten nicht sieht. Was wir aber hier deutlich wahrnehmen ist der Ring (r) von körnigen Körpern, welcher die Keimscheibe von vorne und der Seite umgiebt. Dieser Ring wurde auf der Fig. 24, bei z im Querschnitte dargestellt, und besteht aus Zellen, welche, vom oberen Blatte bedeckt, dem Dotter unmittelbar aufliegen. Die Abstammung dieser Zellen ist leicht bis zu den Zellen zu verfolgen, welche die ersten Furchungskugeln und die erste Anlage der Keimscheibe umgeben (Fig. 15, 16 u. 17 ife). Es sind also diese, den Ring um die Keimscheibe bildende Zellen ihrer Abstammung nach innere Follikelepithelzellen, welche vom oberen Blatte der Keimscheibe bedeckt sind. Wie wir weiter sehen werden, bleiben diese Zellen in ähnlicher Lage d. h. immer dem Dotter aufliegend bis zum Verschwinden des Cyathozooids. Sie nehmen keinen directen Antheil an der Bildung der Organe, so viel ich es wenigstens sehen konnte; ob aber einzelne von diesen Zellen in Form von Blutkörperchen oder wandernden Zellen des mittleren Blattes in den Embryo selbst eintreten, kann ich nicht entscheiden, halte es jedoch nicht für unmöglich.

Mit diesem Stadium Fig. 30, und 34, beendige ich die Beschreibung der ersten Periode der Entwickelung der Pyrosoma. Alle Organe sind schon angelegt und zum Theil ausgebildet und wir haben uns weiter hauptsächlich mit dem Knospungsprocess zu beschäftigen.

Der Theil der Keimscheibe, welcher vor dem Endostyl (en Fig. 30) liegt, bildet den Cyathozooid, der hintere Theil aber, in welchem der Endostyl liegt, wächst in die Länge, schnürt sich vom Dottersacke ab und bildet die Ascidizooiden. Es entsteht so gewissermassen eine Theilung der Keimscheibe, wobei aus den beiden Hälften morphologisch verschiedene Individuenarten entstehen: Cyathozooid und Ascidizooid. Der letzte theilt sich sehr früh wieder in vier Ascidizooiden, welche die vier ersten Pyrosomenindividuen der jungen Colonie darstellen.

Zweite Periode.

Zu der zweiten Periode der Entwickelung der Pyrosoma rechne ich diejenigen Stadien, welche von der ersten Abschnürung des hinteren Endes der Keimscheibe vom Eie beginnen und mit der vollständigen Bildung der aus vier Pyrosomenindividuen zusammengesetzten Colonien endigen.

Das erste Stadium dieser Periode zeigt die Keimscheibe, welche auf der Fig. 35 abgebildet ist. Vergleicht man dieselbe mit der uns schon bekannten Fig. 34, welche als letztes Stadium der ersten Periode besprochen wurde, so findet man immer dieselben Organe, nur etwas mehr entwickelt, und weiter die beginnende Abschnürung des hinteren Endes des Cyathozooids, in Form eines hinten abgerundeten und etwas länglichen Zapfens.

Die äusseren Oeffnungen der Perithoracalröhren sind jetzt vereinigt (cl) und haben eine gemeinsame enge Mündung ganz am vorderen Ende des Cyathozooids.

Die hier zusammenlaufenden Perithoracalröhren bedecken das vordere Ende des Nervenrohres. Die Anlage des Herzens liegt links und vor demselben zieht sich ein feines Rohr längs dem rechten Perithoracalrohre.

Auf der Fig. 36 habe ich ein fast ganz gleiches Stadium bei stärkerer Vergrösserung abgebildet und die Zeichnung hierzu von einem lebenden Exemplare gemacht. Daneben auf der Fig. 37 gebe ich die Zeichnung eines optischen Querschnittes desselben. Auf diesem Querschnitte war besonders deutlich die Röhre (r) zu sehen, welche ich in conservirten Präparaten nicht zu finden vermochte. Auf jenem Präparate sah ich auch eine bedeutende Ansammlung von grossen Körnerstellen zwischen dem Darm- und äusseren Blatte. Aus demselben Stadium gebe ich noch zwei Querschnitte, um die Art der Abschnürung des hinteren Endes des Cyathozooid zu zeigen.

Auf der Fig. 38 sehen wir eine nur erst beginnende Abschnürung, welche in Folge zweier sehr tiefen beiderseitigen Falten (f) oder Rinnen zu Stande kommt. Auf dem Dotter, unmittelbar unter dem oberen Blatte, gewahrt man jederseits die uns schon bekannten Anhäufungen (z) der Zellen. Unter dem Darmrohre und auf dem Dotter, in einem mit klarer Flüssigkeit gefüllten Raume sieht man auch ähnliche Zellen (z), nur sind dieselben hier zerstreut.

Die Fig. 39 stellt uns den Querschnitt des hinteren Endes in der Gegend, wo dieselbe vom Dotter schon ganz abgeschnürt ist, dar; wir erkennen dabei, dass der künstliche Querschnitt mit dem optischen (Fig. 37) vollständig übereinstimmt. Auf derselben Figur sehen wir, dass der Dotter von zwei Zellenröhren bedeckt ist, von einem äusseren Epithelial- resp. oberen Blatte und einer Reihe von flachen ausgezogenen Zellen, welche in die Kategorie der Zellen des mittleren Blattes gezählt werden müssen.

Als ein unmittelbar folgendes Stadium nehme ich das auf der Fig. 40 angeführte an, welches sich von der von uns beschriebenen in der Beziehung unterscheidet, dass der hintere sich von der Dotterblase abtrennende Theil nicht gleichförmig ist, sondern durch vier Einschnürungen in entsprechende Zahl von Abtheilungen getrennt wird. Diese einzelnen Abtheilungen stellen uns nun die schon so längst bekannten vier Embryonen der Pyrosoma dar, welche die Gründer der künftigen Colonie sind.

Diese Embryonen oder, genauer gesprochen, diese vier Knospen, wurden schon von Huxley und Anderen längst beschrieben. Der englische Gelehrte bezeichnete dieselben unter dem Namen des Ascidozooids, welche Benennung auch wir beibehalten werden. Was deren erstes Auftreten betrifft, so kann man schon das Abnehmen des hinteren Endes des Cyathozooids vom Dottersacke als eine beginnende Knospung ansehen, man kann aber auch weiter gehen und schon auf den Keimscheiben, welche auf den Fig. 28 u. 30 abgebildet sind, die erste Anlage des Ascidizooids sehen, weil namentlich der grosse hintere Theil der Keimscheibe hinten der Anlage des Herzen, längs deren der Endostyl sich zieht, schon der Ascidizooiden angehört, da dieser ganze Theil es eigentlich ist, welcher, allmählig in die Länge wachsend, sich vom Dottersacke abschnürt und zu den Ascidizooiden wird. Bei dieser Auffassung des Vorganges hätten wir hier eine gewisse Theilung der primitiven, aus dem Eie entstehenden embryonalen Anlage, oder des Cyathozooids. Möchten wir diese Bildung der vier Ascidizooide mit ähnlichen Vorgängen bei anderen Tunicaten vergleichen, so fällt uns besonders in die Augen die Aehnlichkeit mit den Salpen, bei denen die aus dem Eie sich entwickelnde Salpe noch während der embryonalen Stadien schon den Stolo bildet, auf dem auch die einzelnen Knospen angedeutet sind. Bei den Salpen geht aber die Bildung des Stolo langsamer vor sich als die der Amme selbst, und deshalb entwickelt sich die erste früher, wird zu einem freilebenden Thiere und nur während der letzten Periode ihres Lebens entfaltet sich die Kette. Bei der Pyrosoma ist der ganze Vorgang ganz entgegengesetzt und namentlich die Kettenindividuen resp. die Ascidizooids entwickeln sich schneller, dagegen wird der Cyathozooid (resp. Amme) nie zu einem freilebenden Geschöpfe, sondern bildet sich nur so weit aus, um im Stande zu sein, den schon angehäuften Nahrungsdotter aufzulösen und die ernährende Flüssigkeit den wachsenden Ascidizooiden zuzuführen. Ist diese

Aufgabe erfüllt, so geht der Cyathozooid allmählig zu Grunde und bei dem Freiwerden, der aus vier Individuen bestehenden, jungen Colonie der Pyrosoma ist er ganz verschwunden.

Gehen wir jetzt nach dieser Abschweifung über zur genaueren Beschreibung des Stadium, welches auf der Fig. 40 dargestellt ist. Ich habe mir viele Mühe gegeben, die Einzelheiten des Baues dieses Stadiums zu erforschen, denn eigentlich nur von jetzt an beginnt die unabhängige resp. selbständige Entwickelung wie des Cyathozooids, so auch der Ascidizooiden. Bisher konnten wir nicht zwischen diesen zweien, nach ihrem Schicksal und ihrer Form so verschiedenen Individuen, eine scharfe Grenze ziehen; von diesem Stadium aber erkennen wir schon, was dem einen und dem anderen angehört und vermögen bei der weiteren Beschreibung die embryonalen Vorgänge der Cyathozooid und Ascidizooiden auseinander zn halten.

Der Cyathozooid der Fig. 40 hat eine längliche ovale Form und liegt immer der ganzen Länge nach auf dem Dotter; von vorne und den beiden Seiten ist er von einer Area körniger Körpern umgeben. Um den Bau des Cyathozooids genauer zu veranschaulichen, gebe ich hier drei Querschnitte derselben wieder, von seinem vorderen, mittleren und hinteren Theile. Auf der Fig. 41 stelle ich die Ansicht eines Querschnittes von dem vorderen Ende dar, welcher gleich hinter der Mündung der Perithoracalröhren geführt ist. Auf demselben sehen wir das jetzt hier sehr hohe äussere Cylinderepithelium des oberen Blattes, welches zu beiden Seiten sich allmählig abflacht, um nach aussen von der Area der Zellenhäufung (z) sich vollständig zu verlieren. Die inneren Organe des Cyathozooids bestehen in dieser Gegend nur aus drei Längsröhren, von denen die centrale das Nervenrohr (n) und die beiden seitlichen die Perithoracalröhren darstellen. Unter diesen drei Röhren läuft ein sehr dünnes structurloses Häutchen (m), welches den Raum, in welchem die drei Röhren liegen, von den darunter liegenden, den Dotter und die Zellenanhäufungen (z) enthaltenden abtrennt.

Auf der Fig. 42 sehen wir einen Querschnitt desselben Cyathozooids nur etwas mehr nach hinten geführt. An demselben treffen wir schon die uns bekannten drei Röhren, ein Nervenrohr (n) und zwei Perithoracalröhren (p), nur sind dieselben etwas von einander gerückt. Sie liegen dabei alle auf einem sehr dünnwandigen Rohre — dem Darmrohre des Cyathozooids; etwas rechts sehen wir bei pc noch ein anderes sehr kleines und dünnes Röhrchen, welches aller

Wahrscheinlichkeit nach den Querschnitt des äussersten vorderen Endes des Pericardium darstellt.

Der dritte Querschnitt, Fig. 43, ist durch das hintere Ende des Cyathozooids geführt, so dass er das Herz fast in seiner Mitte trifft. Auf diesem Querschnitte sieht man noch keine Spur vom Nervenrohre. Die Anlage des Herzens besteht aus einer äusseren sehr dünnen Wand (pc), welche das eigentliche Pericardium darstellt, und aus einer von grossen Zellen zusammengesetzten Falte (h), welchen sich in das Pericardium einstülpt, dem eigentlichen Herzen. Diese Falte oder Rinne besteht aus länglichen Cylinderzellen, welche an beiden Seiten unmittelbar in die flachen Zellen des Pericardiums übergehen.

Diese drei Querschnitte geben uns ein klares Bild über den Bau des Cyathozooids auf diesem Stadium. Was jetzt die einzelnen Ascidizooiden betrifft, so bestehen dieselben noch aus denselben Organen, welchen wir schon auf den früheren Stadien begegnen. Zum weiteren Beweise dieser Behauptung gebe ich einen Querschnitt des Ascidizooids dieses Stadiums auf Fig. 44, dessen Beschreibung wir bei Fig. 39 schon finden können.

Jetzt gehen wir zu den Stadien über, bei denen die Ascidizooiden ihre geradlinige Lagerung verändern und sich etwas krümmen, wobei die ganze embryonale Anlage bedeutend an Umfang gewinnt. Die einzelnen Verhältnisse der Theile bleiben aber noch immer dieselben, wie wir sie auf dem Stadium Fig. 40 fanden, mit der einzigen Ausnahme, dass die Perithoracalröhren des Cyathozooids viel feiner geworden sind (p) und deren Lumen schon sehr undeutlich erscheint. Das ganze Ei hat noch seine runde Form beibehalten, verliert jedoch dieselbe und wird länglich nur im folgenden Stadium, welches auf der Fig. 46 dargestellt ist. Auf diesem letzten Stadium sehen wir, dass der Cyathozooid sich vom Dotter etwas abgehoben hat und wie sein vorderes Ende den spitzen Pol des Eies einnimmt. Die allgemeine äussere Oeffnung der Perithoracalröhren liegt ganz am vorderen Ende des Eies und sein Boden berührt den hier am meisten hervorragenden Theil des Darmrohres (m). Aus der Oeffnung (d) gehen noch zwei kurze, bald blind endigende Röhren (p) aus, welche die vorderen Enden der degenerirenden und im mittleren Theile des Cyathozooids schon vollständig verschwundenen Perithoracalröhren darstellen.

Auf einem noch etwas mehr entwickelten Eie findet man

schon von den Perithoracalröhren des Cyathozooids keine Spur mehr. Eigentlich schon nach der Bildung der Ascidizooiden werden die Perithoracalröhen des Cyathozooids immer feiner und feiner, besonders in ihren mittleren Theilen, wo sie auch am ersten zerfallen (Fig. 45); das vordere und hintere Ende bestehen etwas länger, bald aber schwindet auch das hintere (Fig. 46) und bleiben noch zwei vordere blind endigende Röhrchen, welche aber auch bald vergehen; nur die den beiden Röhren gemeine äussere Mündung besteht und wird auch dabei selbst viel grösser. Wir werden dieselbe weiter unten als Cloake bezeichnen.

Das folgende Stadium, zu dem wir jetzt übergehen, ist auf der Fig. 47 abgebildet. Der Cyathozooid ist schon hier bedeutend entwickelt und stellt eine seiner Reife sehr nahe stehende Form. Die äussere Wandung oder Haut des Cyathozooids umgiebt nur noch den vorderen Theil des Dotters resp. denjenigen, welcher nach vorne, von den zwei ersten (1 u. 2) Ascidizooiden liegt. Dieser Theil des Dotters ist auch vom hinteren Theile etwas abgeschnürt, was hauptsächlich durch die hier liegenden Ascidizooiden bedingt wird. Am vorderen Ende des Cyathozooids sieht man jetzt die ziemlich tiefe cylinderförmige Einstülpung der äusseren Haut, welche von unten von einem ausgebreiteten Rande des vorderen Endes des Darmes des Cyathozooids umringt ist. Was die inneren Organe des Cyathozooids betrifft, so gewahrt man das immer sehr deutliche, vorne etwas ausgebreitete und hinten der Darmwandung dicht aufliegende Nervenrohr (n) und zu dessen Seite das Herz (h) mit seinem Pericardium. Diese beiden Gebilde liegen auf dem jetzt röhrigen und aus sehr feinen Wandungen bestehendem Darmrohre des Cyathozooids, welches durch dessen ganze Länge sich zieht und nach hinten in die Darmanlagen der einzelnen Ascidizooiden übergeht.

In der Leibeshöhle des Cyathozooids steckt die vordere Hälfte des Dotters und dicht auf demselben liegen Gruppen von miteinander verschmolzenen und zu einer Art Inseln vereinigten Zellen (z). Diese Zellen stammen unzweifelhaft von den Zellen (z) der Stadien 40, welche anfangs einen Ring um die Keimscheibe bildeten. Ausser diesen Zellen liegen noch in der Leibeshöhle einige freie zerstreute Zellen. Die ganze äussere Haut des Cyathozooids ist jetzt von einem feinen, aber schon viele Zellen enthaltenden Mantel umgeben. Dieser Mantel zieht sich nach unten so weit, wie die Haut des Cyathozooids reicht und geht nicht auf den freien, von Zellen nicht

bedeckten Dotter über. — Um die Verhältnisse der inneren Organe des Cyathozooids genauer zu kennen, habe ich aus demselben Querschnitte gemacht, von denen ich zwei auf den Fig. 48 und 49 abbilde.

Auf der Fig. 48 sehen wir einen Querschnitt des vorderen Endes des Cyathozooids, auf dem das Nervenrohr (n) schon getroffen ist, das Herz aber noch nicht. Das Nervenrohr liegt dicht über einem aus flachen Zellen bestehenden Darmrohre (d). — Etwas nach unten sehen wir das vordere Ende des Dotters frei in der Leibeshöhle liegen und um denselben mehrere zerstreute freie Zellen, welche nur an einem Puncte in einen Haufen gruppirt sind. Was sich auf diesem Querschnitte aber besonders schön erkennen lässt, das ist der Mantel, welcher aus einer glashellen Schicht und aus einigen in dieselbe einwandernden Zellen besteht. Sonderbarer Weise liegen diese Zellen nicht einfach zerstreut, sondern in kurze, zur Oberfläche der Haut verticale Linien geordnet.

Der Querschnitt Fig. 49 ist etwas mehr nach unten geführt und trifft das vordere Ende des Herzens (pc und h) und das hintere des Nervenrohrs (n). Das Darmrohr (d) ist hier ganz auf die Seite geschoben. Der Dotter nimmt den grössten Theil der Leibeshöhle ein und ist von mehreren Schichten von Zellen umgeben. Nach aussen von der Haut bemerkt man den Mantel mit den sich meistens linienförmig ordnenden Zellen. — Auf dem freien vom Cyathozooid nicht bedeckten Dotter sieht man die inneren Follikelzellen, welche zerstreut oder in kleineren Gruppen liegen.

Die einzelnen Ascidien sind schon bedeutend ausgebildet. Das Nervensystem hat die Form eines etwas dreieckigen Rohres (n′), dessen Lumen sich unmittelbar in den Kiemenraum öffnet. Es ist die erste Anlage der Flimmergrube. Längs den beiden Seiten des Kiemensackes sieht man fünf bis sechs längliche Kiemenspalten und über denselben den schon aus seinen einzelnen Theilen bestehenden Endostyl (en). Zwischen dem vorderen Ende des Endostyls und der Nervensystemanlage bemerkt man eine kleine rundliche Einsenkung (ig) der äusseren Haut, welche die sich bildende Ingestionsöffnung darstellt. Am hinteren Ende jedes Ascidizooids sieht man einen paarigen aus Fettzellen bestehenden Körper — den Eleoblast (el).

Die weiteren Veränderungen, welche wir jetzt zu betrachten haben, bestehen in dem Umwachsen des Dotters vom Cyathozooid und in der schnellen weiteren Ausbildung der einzelnen Ascidizooids.

Auf der Fig. 50 gebe ich die Zeichnung eines Stadiums, auf welchem der ganze Dotter schon von Cyathozooid umwachsen ist, dabei sind die Ascidizooiden schon so weit gewachsen, dass von der einen Seite nicht alle mehr zu sehen sind und namentlich der letzte, der vierte, ist auf die andere, untere Seite verschoben; somit umgeben die vier Ascidizooide das hintere Ende des Cyathozooids in Form eines noch nicht vollständig geschlossenen Ringes. Die auf dem Dotter gelegenen, in kleine Inseln gruppirten Zellen liegen jetzt viel dichter beisammen, was mit der Verkleinerung der Oberfläche des Dotters zu erklären ist. — Die vordere Einstülpung der Haut (cl) ist jetzt viel breiter und tiefer geworden, wobei ihr Boden noch in den Innenraum des Cyathozooids ziemlich weit hineinragt. — Den inneren Contouren der Wandungen der Cloake folgt auch die Mantelschicht, welche sich auch einsenkt und einen freien nach aussen mündenden Raum umgiebt, welcher die erste Anlage der allgemeinen Cloake der künftigen Colonie darstellt.

Das Nervensystem des Cyathozooids, noch viel deutlicher als auf dem Stadium Fig. 47, besteht jetzt aus zwei verschiedenen Theilen, von denen der eine, (fl), ein deutliches Epithelrohr (Fig. 51) darstellt und dessen ziemlich breites Lumen in das Darmrohr des Cyathozooids mündet. Der andere Theil (n) ist ein rundlicher fester Körper (Fig. 51 n), auf dessen Oberfläche nur noch die Zellen zu erkennen sind, und im Innern findet man eine Gruppe von runden Bläschen mit stark lichtbrechenden runden Fettkörperchen. Von diesem Theile resp. von diesem Ganglion gehen drei Fäden aus, zwei (nf′) nach den Seiten und einer nach oben (nf″). — Die ganze Oberfläche des Cyathozooids ist von einem dicken Mantel bedeckt, in dem man senkrechte Reihen von Zellen sieht, welche von der Haut aus bis zur äusseren Schicht des Mantels gehen (Fig. 53 mz). Beobachtet man den Mantel von oben, so findet man in demselben sechseckige helle Felder, welche von reihenförmig geordneten Zellen umgeben sind (Fig. 52). Jedes solche Feld ist von sechs aus Zellen bestehenden Linien umgrenzt, an deren Knotenpuncten je eine grosse Zelle (z′) liegt. Die grossen Zellen (z′) sind ganz rund; die kleineren haben einen ganz runden Kern, aber das denselben umgebende Plasma ist spindelförmig und mit der Längsaxe senkrecht zur Zellenreihe gestellt (Fig. 52).

Auf der Fig. 53 habe ich einen Querschnitt dieses Cyathozooids aus seinem hinteren Theile abgebildet; aus demselben ersehen wir

die respective Entwickelung des Mantels und die den Dotter umgebenden Zellen, welche in dieser Gegend, hauptsächlich auf der oberen Hälfte angehäuft sind. — Das Darmrohr ist hier ganz dünn und flach gedrückt und von dem Raume, in welchem der Dotter liegt, durch eine strukturlose Membran abgegrenzt. Zur rechten Seite liegt ein Haufen von Zellen, welcher wahrscheinlich den frei in der Leibeshöhle liegenden Zellen angehört. Was die Ascidizooiden dieses Stadiums betrifft, so sind dieselben schon bedeutend entwickelt. Das Nervensystem hat schon eine, dem definitiven Zustande sehr nahe stehende Form (n′); es besteht aus einem rundlichen Haufen von Zellen (n′), von dem ein zum Kiemensacke gerichteter hohler Stiel geht. Dieser Stiel ist die künftige Flimmergrube und der runde Körper das eigentliche Ganglion. — Der Eleoblast ist an allen Ascidizooiden bedeutend entwickelt und bildet einen breiten Ring um das hintere Ende jeder Knospe. — An der unteren, dem Dotter dicht aufliegenden Seite jeder Knospe findet man schon den ganzen, aus Oesophagus, Magen und Hinterdarm bestehenden, aber noch blindendigenden Darmcanal. — Der Darmcanal der Ascidizooiden entsteht als eine Ausstülpung des untern Theils der allgemeinen Darmanlage resp. Kiemensackes und ist schon sehr früh zu sehen. Ich habe dessen einzelne Bildungsstadien nicht speciell beachtet, doch trifft man hier ganz dasselbe, was schon bei anderen Ascidienknospen wiederholt beschrieben wurde.

Wenden wir uns jetzt zu den weiteren Stadien, so zeigen dieselben hauptsächlich sehr starkes Wachsthum der Ascidizooids und noch schnellerer Verkleinerung und Atrophirung des Cyathozooids, wobei endlich das letzte ganz verschwindet und die vier Ascidizooiden allein die junge sich befreiende Colonie bilden. — Auf der Fig. 54 sehen wir schon ein Stadium, an der die stark entwickelte Mantelschicht schon alle Ascidizooiden umgeben hat und dabei die einzelnen Ascidizooiden an Umfang überragen. — Die circuläre Hautfalte (hf), welche die Cloake des Cyathozooids umgiebt, ist jetzt viel kleiner geworden und bei weiterer Zurückbildung des Cyathozooids wird dieselbe immer kleiner und kleiner, bis sie endlich ganz schwindet (Fig. 56), wobei die von dem Mantel umgebene Cloakenhöhle (Fig. 50) bis zwischen den Mantel zu liegen kommt (Fig. 56 cl). Der Cyathozooid selbst ist viel kleiner geworden, als wir denselben auf der Fig. 50 sahen; die Masse des Dotters hat sich ebenfalls verringert und die denselben umgebenden

Zellen sind jetzt zu einer compacten Schicht vereinigt, in Folge der Verkleinerung der Oberfläche, auf der sie ausgebreitet sind. Der Strang, welcher den ersten Ascidizooid mit dem Cyathozooid verbindet, entspringt jetzt fast vom hinteren Ende des letzten, besteht aber noch immer aus zwei Röhrchen, dem Darm- und Hautrohre, und mündet in den Kiemenraum des ersten, so wie auch in den folgenden Ascidizooiden, in der Gegend zwischen dem darauf-liegenden Ganglion und dem ersten conischen Zapfen (c), welche die Neuralseite des Kiemensackes der Pyrosoma besetzen. Die einzelnen Ascidizooiden sind schon ihrer Reife sehr nahe und deren innere Organe schon alle ausgebildet. Am Kiemensacke sieht man bereits die inneren Längsstreifen auftreten, welche so charakteristisch für die Kiemen der Pyrosomen sind. — Auch aus dem Cyathozooid dieses Stadiums habe ich Querschnitte angefertigt und einen derselben auf der Fig. 55 abgebildet. Auf demselben sehen wir die respective grosse Entwickelung des Herzens, den schon bedeutend zurückgebildeten Darm und die dicke Schicht der den Dotter umgebenden Zellen.

Hier wird es vielleicht am Orte sein, die Deutung der am vorderen Ende des Cyathozooids gelegenen Hauteinstülpung zu besprechen. Huxley nennt diese Einstülpung einfach Mundöffnung des Cyathozooids, ohne Beweise der Richtigkeit für seine Meinung anzuführen.

Verfolgen wir aber die Entstehungsweise dieser sogenannten Mundöffnung, so erweist sich, dass dieselbe von Anfang an nichts anderes sei, als die zu einem Raume verschmolzenen äusseren Oeffnungen der Perithoracalröhren (Fig. 30 cl). Später, in der Periode der grössten Entwickelung des Cyathozooids, namentlich auf den Stadien, welche auf der Fig. 47 u. 50 angeführt sind, hängt allerdings die Einstülpung (cl) mit den Perithoracalröhren nicht mehr zusammen, da dieselben im Cyathozooid nicht mehr existiren, aber nichts destoweniger bleibt dieselbe, ihrer Entstehung nach, als äussere Mündung der Perithoracalröhren resp. die Cloake zu deuten. — Diese Ansicht kann auch sehr gut auf die Analogie mit einfachen Ascidien gestützt werden, bei denen die Perithoracalräume anfangs als zwei Einstülpungen der Haut auftreten [1]) und nur

1) Krohn, Entwickelung der Phalusia p. 312. Taf. 8. Archiv für Anatomie und Physiologie 1852.

später [1]) miteinander verschmelzen und die sogenannte Cloake bilden. — Noch mehr zu Gunsten dieser Anschauung spricht die Beobachtung von Huxley [2]), welche auch ich bestätigen kann, dass die Einsenkung des Mantels, welche wir auf der Fig. 50 (cl) sehen, eigentlich die Anlage der allgemeinen centralen Cloake der Pyrosomencolonie darstellt. Sobald der Cyathozooid sich in den Raum zwischen den Ascidizooids zu versenken beginnt, verflachen sich die Ränder der Einstülpung mehr und mehr und die Einsenkung des Mantels (Fig. 50 cl) wird dabei frei, resp. kommt zwischen die Mantelschicht zu liegen (Fig. 56 cl). Dieser Raum (cl) (Fig. 56) bildet auch wirklich die gemeinschaftliche Cloake der jungen Colonie und in dieselbe münden später auch die Cloakalöffnungen der einzelnen Ascidizooiden. Auf diese Gründe mich stützend, sehe ich die Einstülpung (cl) als einen Raum an, welcher der Cloake des Cyathozooids entspricht. Mit dieser Annahme aber entsteht die Frage, wo ist denn das vordere resp. der Ingestionsöffnung entsprechende Ende des Cyathozooids? Diese Frage glaube ich auch beantworten zu können; ich glaube nämlich, dass die Gegend a Fig. 50 morphologisch der Stelle entspricht, wo sich die Ingestionsöffnung bei den Ascidien bildet. Ich stütze mich dabei auf die Analogie mit den Ascidizooiden, bei denen die Ingestionsöffnung sich gerade vor der Flimmergrube befindet (Fig. 50 fl' und o'). — Das auf der Fig. 51 bei stärkerer Vergrösserung dargestellte Nervensystem beweist, dass das nach unten resp. hinten gerichtete Rohr die Flimmergrube repräsentirt und der Körper (n) das eigentliche Ganglion, von dem auch Nerven nach vorne und zu den Seiten entspringen. — Nehmen wir noch zur Vergleichung die Keimscheibe, wie dieselbe vor der Knospung aussieht, z. B. Fig. 30, so würde hier die Stelle der Ingestionsöffnung zwischen dem Ende des Nervensystems und dem Anfange des Endostyls sein. Und diese Stelle Fig. 30 a entspricht genau der Gegend a Fig. 50.

Die angeführten Gründe scheinen mir ganz genügend zu sein, um die respective Lagerung der einzelnen Theile des Cyathozooids zu bestimmen. — Das vordere Ende, wo die Einstülpung liegt, ist die Cloake desselben; die Gegend a Fig. 50 entspricht der Stelle

---

1) A. Kowalevsky, Weitere Studien üb. d. Entw. d. einf. Ascidien. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. VII. Taf. XII. Fig. 30 u. 32.

2) L. c. Taf. 31. Fig. 14, 18 und 19 und p. 232 bis 236.

wo die Ingestionsöffnung bei anderen Pyrosomenindividuen gefunden wird. Die Stelle (s) (Fig. 50), wo der die Ascidizooiden verbindende Stiel entspringt, entpricht dem Theile des Kiemensackes, von wo der Stolo bei Pyrosomen und Salpen seinen Anfang nimmt. Der Endostyl selbst ist bei dem ausgebildeten Cyathozooid gar nicht vorhanden. Er ist ganz auf die Bildung der Ascidizooiden verbraucht. — Auf der Fig. 30 sahen wir die Anlage des Endostyls ziemlich entwickelt, aber weiter finden wir, dass der ganze Theil, wo derselbe liegt, zu den Ascidizooiden wird. Er wird also auf ihre Bildung gewissermassen verbraucht und deshalb kommt auch der Stiel s auf die Neuralseite des Cyathozooids.

Jetzt gehe ich zur Beschreibung eines Stadium über, wo die, die junge Colonie der Pyrosoma zusammensetzenden Ascidizooiden schon ihre definitive Lagerung angenommen haben. — Der Cyathozooid ist ganz nach unten in den Raum zwischen den hinteren unteren Theil der Ascidizooiden versenkt. Am vorderen wie hinteren Ende ist er ganz abgerundet und die in derselben steckende Einsenkung des Mantels (cl) (Fig. 50) ist jetzt ganz ausgetreten, liegt frei zwischen dem Mantel und repräsentirt die allgemeine centrale Cloake (cl) der vier ersten Ascidizooiden. Der Cyathozooid ist noch immer mit einem Rest des Dotters versehen und dessen grosses Herz ist noch da. Der Stiel (s), der denselben mit dem ersten Ascidizooid verbindet, ist ziemlich lang geworden und liegt in Form einer durchsichtigen Schnur auf der inneren Seite des ersten Ascidizooids. — Auf dem links gezeichneten Ascidizooid sehen wir noch den in denselben eintretenden Stiel (s′), sowie den hinteren aus demselben am unteren Ende des Endostyls austretenden und mit dem folgenden Ascidizooid verbindenden Stiel (s″). An demselben Ascidizooid, etwas nach oben von dem Anfange des Stiels (s″), sieht man einen länglichen Haufen von Zellen (g), welcher die Anlage der Geschlechtsdrüse darstellt. — Dieser Haufen war auch schon auf den früheren Stadien zu sehen. Ich habe ihm bereits auf den Ascidizooiden, welche auf der Fig. 54 abgebildet sind, wahrgenommen, vielleicht erscheint derselbe noch früher. — Sein erstes Auftreten wurde nicht genauer verfolgt.

Der Mantel dieses Stadiums ist schon stark ausgebildet und tritt nach hinten in Form eines abgerundeten Kegels hervor. Man sieht noch die sechseckigen von Zellen-Linien begrenzten Figuren, wobei aber die Zellen selbst nicht so dicht nebeneinander liegen

wie früher und man keine grössere Zellen an den Knotenpuncten bemerkt; endlich sieht man in den von diesen Linien begrenzten Räumen viele einzelne zerstreute Zellen. — Der Darm der Ascidizooiden ist schon vollständig ausgebildet und liegt in dem unteren, der allgemeinen Cloake angrenzenden Theile der Ascidizooiden. Die reifsten sich schon befreienden jungen Colonien unterscheiden sich schon sehr wenig von dem auf der Fig. 56 abgebildeten Stadium. Der wichtigste Unterschied besteht darin, dass von dem Cyathozooid nichts mehr zu sehen ist, er ist ganz verschwunden, so wie der die Ascidizooids miteinander verbindende Stiel. Die allgemeine Cloake hat viel mehr an Umfang gewonnen und bildet jetzt eine geräumige Höhle zwischen den 4 Ascidizooiden selbst. Die einzelnen Ascidizooiden gewinnen bei dieser Veränderung an Länge und werden den ausgebildeten Pyrosomenindividuen ganz ähnlich. — Sobald der Stiel, welcher aus dem hinteren Ende der Ascidizooiden zwischen den beiden Lappen des Eleoblasts austritt, verschwunden ist, treten an derselben Stelle kleine Knospen auf, welche ganz aus denselben Theilen bestehen, wie die ersten Knospen (Taf. XXXVII. Fig. 3) der schon reifen Pyrosomenindividuen, mit dem alleinigen Unterschiede, dass in den Geschlechtsröhren keine einzelnen Eier zu finden sind, sondern ein einförmiges Zellenstroma. — Die weiteren Knospungsvorgänge an den jungen Colonien gelang es mir nicht zu verfolgen, da dieselben in den Gefässen bald abstarben, im Freien aber fand ich nur schon aus vielen Individuen bestehende Colonien. Doch an diesen jungen, nicht mehr als einen Zoll messenden Colonien und auch an den etwas kleineren sah ich keine ausgebildeten Eier, sondern nur bedeutend entwickelte Hoden. — Diese Beobachtung beweist nun soviel, dass bei den Pyrosomenindividuen der kleinen Colonien anfangs die männlichen Organe ihre vollständige Reife erreichen und erst später, wenn die Zahl der Individuen mit der Grösse der Colonie viel bedeutender geworden ist, beginnen die Eier weiter zu Embryonen sich zu entwickeln.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XXXVII—XLI.

Bei sämmtlichen Figuren bedeuten:

ig Ingestionsöffnung,
eg Egestionsöffnung,
d Darmsystemanlage,
oe Oesophagus,
dr Darmrohr,
mg Magen,
en Endostyl,
p Perithoracalrohr,
cl Cloake,
pc Pericardium,
h Herz,
ei Ei,
eist Eierstock,
fe Follikelepithel,
ife inneres Follikelepithel,
dt Nahrungsdotter,
el Eleoblast,
n Nervenrohr,
fl Flimmergrube.

Taf. XXXVII.

Fig. 1. Querschnitt durch das obere Ende einer älteren Knospe, entsprechend der Knospe III, Fig. 7, aus der Gegend, wo der Eleoblast liegt.

Fig. 2. Eine sehr junge Knospe, welche noch nicht über die äusseren Bedeckungen der Mutter hervorragt; ed Theil des Darmstiels, welches den Endostyl en der Mutter mit der Darmsystemanlage der Knospe verbindet.

Fig. 3. Eine junge Knospe.

Fig. 4. Ein aus zwei Knospen bestehender Stolo; I erste, II zweite Knospe; ed Darmstiel.

Fig. 5. Querschnitt durch die Knospe I, Fig. 7.

Fig. 6. Querschnitt durch die Knospe II, Fig. 4.

Fig. 7. Der aus drei Knospen bestehende Stolo o, Fortsetzung der inneren Wand des Kiemensackes nach hinten. f Flimmergrube, d' Anlage des Darmrohrs der künftigen Knospe. m Mesenterium oder innere Wand der Cloake.

Fig. 8. Ein von Follikelepithel umgebenes Ei.

Fig. 9. Ein reiferes Ei mit inneren Follikelzellen, ife.

Fig. 10. Ein Rad eines reiferen Eies stark vergrössert, ife eine sich bildende innere Zelle. ife' innere Follikelzelle.

Fig. 11. Ein Ei vor der Furchung; n Bildungsdotter; el Eileiter.

Fig. 12. Ein ähnliches Ei von oben, sp Spermatozoen, von denen mehrere auf der ganzen Oberfläche des Eies zerstreut sind.

Taf. XXXVIII.

Fig. 14. Vier Furchungskugeln, von denen die zwei seitlichen in Theilung begriffen sind.

Fig. 15. Maulbeerform von einem Ringe der inneren Follikelzellen umringt.
Fig. 16. Nach der Furchung.
Fig. 17. Querschnitt durch das Stadium Fig. 16. a Stärker gefärbte Zellen.
Fig. 18. Ein Rand desselben Querschnittes stärker vergrössert.
Fig. 19. Eine schon gebildete Keimscheibe; r dessen verdickter Rand; f helleres inneres Feld; n Nervenscheibe.
Fig. 20. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium; pp' Einstülpung des oberen Blattes — erste Bildung der Perithoracalröhren.
Fig. 21. Die Perithoracalröhren sind viel länger geworden.
Fig. 22. Querschnitt durch das vordere Ende der Keimscheibe Fig. 21.
Fig. 23. Querschnitt durch den mittleren Theil derselben Scheibe.
Fig. 24. Querschnitt durch die hintere Hälfte, wobei noch die nach aussen offene Einstülpung getroffen ist, rechts aber ein Rohr, welches vom oberen Blatte schon abgeschnürt ist.
Fig. 25. Eine viel weiter ausgebildete Keimscheibe.
Fig. 26. Dasselbe Stadium geringer vergrössert, um dessen Lage auf dem Eie zu zeigen; z ein Ring von Zellen, welche die Keimscheibe von vorne und den Seiten umgeben.
Fig. 27. Querschnitt aus dem mittleren Theile der Keimscheibe; d' die am meisten nach der Mitte fortgeschrittenen Zellen; m Zellen des mittleren Blattes.

Taf. XXXIX.

Fig. 28. Eine viel weiter fortgeschrittene Keimscheibe; pc Anlage des Pericardiums und Herzens; n Nervenscheibe; r dessen Rinne; n' die die Rinne umgebenden Ränder; en Endostyl; f vertikaler Streifen des Darmdrüsenblattes (Fig. 29 f.).
Fig. 29. Querschnitt durch den hinteren Theil der Keimscheibe. Die Bezeichnung ist dieselbe. z Zellen des die Keimscheibe umgebenden Ringes (Fig. 34. 35. z).
Fig. 30. Eine weiter fortgeschrittene Keimscheibe; cl allgemeine äussere Oeffnung der beiden Perithoracalröhren; o' der noch nicht geschlossene Theil der Nervenrinne; hl Höhle im Nervenrohre, welche durch die Oeffnung o' nach aussen noch offen steht.
Fig. 31. Querschnitt durch das vordere Ende derselben Keimscheibe.
Fig. 32. Querschnitt durch dieselbe Keimscheibe etwas mehr nach hinten; r Rinne; n' deren Ränder; pc vorderes Ende des Pericardium.
Fig. 33. Querschnitt derselben Keimscheibe um die Anlage des Herzens zu zeigen; pc Pericardium; h Herz.
Fig. 34. Eine Keimscheibe gleichen Alters, kleiner vergrössert, um deren Lagerung zu zeigen; z die die Scheibe ringförmig umgebenden Zellen.
Fig. 35. Eine etwas weiter ausgebildete Keimscheibe, das hintere Ende hebt sich schon vom Dottersacke ab.

Fig. 36. Ein gleiches Stadium, stärker vergrössert.

Fig. 37. Hinteres Ende im optischen Querschnitte.

Fig. 38. Querschnitt durch das Stadium Fig. 35, in der Gegend wo der Stolo sich von der Keimscheibe abschnürt; dt Nahrungsdotter.

Fig. 39. Ein schon abgeschnürter Theil des Stolo im Querschnitte.

Taf. XL.

Fig. 40. Der schon bedeutend in die Länge ausgewachsene Stolo theilt sich in die vier Ascidizooiden.

Fig. 41. Querschnitt durch dessen vorderes Ende.

Fig. 42. Etwas mehr nach hinten, wo schon der Darm des Cyathozooid zu treffen ist.

Fig. 43. Ein noch mehr nach hinten geführter Querschnitt, wo man das Nervensystem schon nicht mehr findet, sondern das Pericardium (pc) und Herz (h) auf dem Schnitte trifft.

Fig. 44. Querschnitt durch den hinteren 4. Ascidizooid.

Fig. 45. Die ganze embryonale Anlage ist schon etwas gebogen; der mittlere Theil der Perithoracalröhren verschwindet.

Fig. 46. Das vordere Ende des Cyathozooids hebt sich etwas vom Dotter ab; die Perithoracalröhren des Cyathozooids sind nicht mehr zu sehen; wd Wand des Darmes.

Fig. 47. Ein viel weiter ausgebildetes Stadium; die hintere Hälfte des Dotters ist noch von Cyathozooid nicht bedeckt; n' Nervensystemanlage der einzelnen Ascidizooiden.

Fig. 48. Querschnitt durch den vorderen Theil des Cyathozooids; m Mantel.

Fig. 49. Querschnitt durch den mittleren Theil des Cyathozooids, auf dem man das Nervensystem (n), Herz (h) und Darm (d) trifft.

Fig. 50. Ein viel weiter ausgebildetes Stadium; der Dotter ist von Cyathozooid ganz umgeben; cl Cloake von der Mantelschicht m umgeben und zungenförmig in die innere Höhle des Cyathozooids hineinragend, aber immer blind geschlossen; a Stelle, welche der Ingestionsöffnung des Cyathozooids entspricht; Verbindungsstiel mit dem ersten Ascidizooid.

Fig. 51. Nervensystem desselben Cyathozooid stärker vergrössert; fl Flimmergrube; n Ganglion; nf' und nf'' Nervenfäden.

Fig. 52. Ein Theil des Mantels von oben gesehen; die sechseckigen Figuren mit grossen Zellen z' in den Knotenpuncten.

Fig. 53. Querschnitt des Cyathozooid desselben Stadiums; mz die in dem Mantel liegenden, senkrecht geordneten Zellen.

Taf. XLI.

Fig. 54. Ein viel weiter ausgebildetes Stadium; der Cyathozooid ist viel kleiner geworden; die die Cloake umgebenden Ränder werden ganz flach und der Cyathozooid beginnt sich in den Mantel einzusenken.

wobei die cl heraustritt und frei zwischen den Mantel zu liegen kommt; s Stiel, welcher in den Ascidizooid in der Gegend zwischen dem Ganglion n und den Zapfen c hineintritt; s' Stiel, welcher aus dem hinteren Ende des Ascidizooids hervortritt.

Fig. 55. Querschnitt des Cyathozooids dieses Stadiums; d Darm sehr zurückgebildet; h Herz und pc Pericardium bedeutend entwickelt; m Mantel; mz dessen vertical geordnete Zellen.

Fig. 56. Eine junge Pyrosomencolonie mit schon klein gewordenem, und in den Mantel eingesenkten Cyathozooid; die aus demselben herausgetretene Cloake cl nimmt schon einen bedeutenden Raum ein und mündet nach aussen durch die Oeffnung o; el Eleoblast; s Stiel, welcher den ersten Ascidizooid mit dem Cyathozooid verbindet; s'' der aus dem hinteren Ende des Ascidizooids, hinter dem Endostyl austretende Stiel; g Geschlechtsdrüse.

Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen.

Von

Prof. **Fr. Merkel**
in Rostock.

(Hierzu Tafel XLII und XLIII.)

R. Wagner sagt in seinen neurologischen Untersuchungen [1]) bei der Besprechung der neuentdeckten Tastkörperchen: »Einer der wichtigsten und ich möchte sagen leider fatalsten Punkte ist vom Verfasser festgestellt worden; nämlich der, dass die Tastkörperchen beim Menschen auf die Haut der Hände und Füsse beschränkt sind. Dies ist in der That ein ganz räthselhaftes Verhältniss, wodurch leider der physiologische Werth der ganzen Entdeckung bedeutend vermindert wird.«

Er spricht mit diesen Worten aus, dass trotz der bahnbrechenden Entdeckung, welche ihm und Meissner geglückt war, noch immer genug zu thun übrig blieb, um die ganze Haut mit denjenigen Nerven auch morphologisch zu versorgen, mit welchen sie physiologisch seit E. H. Weber ausgestattet war. Die seitdem verflossenen Jahre haben, wie gewiss jeder Anatom sich selbst sagen wird, noch nicht genug gethan, um diese Lücke auszufüllen. Krause's [2]) Auffindung der Endkolben und Cohnheim's [3]) Entdeckung der freien Endigungen im Epithel der Cornea, die von Langerhans und Eberth für die äussere Haut bestätigt wurde, genügten noch nicht zur Er-

1) Neurolog. Untersuchungen. Göttingen, Wigand 1854. p. 137.

2) Zeitschrift für rat. Medicin. 3. Rhe. Bd. V.

3) Virchow's Archiv. Bd. 38. p. 343.

klärung aller physiologischen Vorgänge. Am besten beweisen dies die vielen in den letzten Jahren erschienenen Einzeluntersuchungen, deren fast jede an den verschiedenen Stellen der äusseren Haut und ihrer Fortsetzungen in die Körperhöhlen, auch eine besondere Art von Nervenendigung beschreibt. Ja die vor Kurzem noch erschienenen zu verschiedenen Resultaten kommenden Arbeiten von Thin und Langerhans thun sogar dar, dass man die Tastkörperchen selbst in ihrem inneren Bau noch ebensowenig vollständig kennt, als dies zu Zeiten der ersten genauen Beschreibung von Meissner[1]) der Fall war und so müssen wir auf unsere jetzigen anatomischen Kenntnisse von der Endigung der Hautnerven noch unbefriedigter blicken, als 1854 Wagner, der damals noch auf die Fortschritte der nun dahingegangenen zwanzig Jahre hoffen konnte.

Wie ich schon an einem anderen Orte[2]) aussprach, glaube ich, dass es lediglich der bis heute falsch gewählte Angriffspunkt war, welcher es nicht erlaubte, einen vollständigen Einblick in die Nervenverhältnisse der Haut zu gewinnen. Der Mensch, den man vor allen anderen Geschöpfen bevorzugte, ist weitaus am schwierigsten zu untersuchen. Selbst das Kaninchen, dieses viel durchforschte Thier, zeigt die Endigungen seiner Hautnerven weniger willig als manche andere Species. So kommt es, dass bei ersterem nur Langerhans[3]) die Nerven bis in das Epithel eindringen sah, während sie allerdings bei letzterem Thier von Eberth[4]), Elin[5]) und Andern an manchen Stellen bis zu knopfförmigen Endigungen verfolgt wurden. Im Studium der Tastkörperchen aber konnte man dadurch nicht weiter kommen; wusste man ja nicht einmal, ob sie bei irgend welchen Geschöpfen ausser dem Menschen und dem Affen existirten. Die Frage — so schien es mir — musste von vergleichend-anatomischem Standpunkte aus behandelt werden.

Schon bald nach Beginn meiner Untersuchungen traf ich auf ein Object, welches fast beim ersten Präparate Licht in die bis dahin dunklen Verhältnisse brachten. Es waren dies die Vögel, speciell

---

1) G. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut. Leipzig. Voss. 1853. 4⁰.

2) Göttinger Nachrichten 1875. Nr. 5.

3) Virchow's Archiv. Bd. 44. p. 325.

4) Schultze's Archiv. Bd. VI. p. 225.

5) Schultze's Archiv. Bd. VII. p. 382.

die Schwimmvögel. Bei der Ente und Gans finden sich Gebilde, welche alle Verhältnisse weit klarer und deutlicher überblicken lassen, als es bei Säugethieren der Fall ist. Nach den ersten und wichtigsten Erfolgen hatte dann die Auffindung der Tastnervenendigungen auch bei den Säugethieren nur mit verhältnissmässig geringen Schwierigkeiten zu kämpfen.

Characterisire ich mit kurzen Worten die Verhältnisse, so sind sie folgende. Die einfachste Form der tastempfindenden Organe sind blasenförmige Zellen mit hellem Kerne, in deren Protoplasma sich eine marklose Nervenfaser einsenkt. Ich nenne sie »Tastzellen«. Sie stellen terminale Ganglienzellen dar, sind aber mit den bis jetzt beschriebenen terminalen Ganglien, wie unten gezeigt werden wird, nicht identisch.

Diese Tastzellen können sich zwei und zwei zusammen lagern, indem sie sich mit ihren Breitseiten aneinanderlegen, und von einer gemeinsamen, faserigen Bindegewebshülle umgeben sind. Sie mögen dann »Zwillingstastzellen« heissen. Auch sie werden von einer einzigen Nervenfaser versorgt, welche zwischen die beiden Zellen eindringt, und sich in denselben verliert. Wenn sich mehr als zwei Tastzellen in einer Kapsel vereinigt finden, ist ein »einfaches Tastkörperchen« zu Stande gekommen. Auch dieses wird nur von einer einzigen dunkelrandigen Nervenfaser versorgt, welche beim Eintritt in das Körperchen die Markscheide abwirft nnd dann an jede Zelle ein zartes Aestchen abgibt. Treten mehrere solcher einfacher Tastkörperchen in engere Verbindung, so entsteht ein »zusammengesetztes Tastkörperchen«, welches nun natürlich so viele Nervenfasern erhält, als einfache Tastkörperchen in ihm enthalten sind.

Es ist also eine Reihe von principiell durchaus gleichwerthigen Organen in der Haut vorhanden, welche sich jedoch in ihrer Gruppirung sowohl gegenseitig, als auch in Bezug auf andere Gewebstheile, aus denen sich die Haut aufbaut, verschieden verhalten können.

Eine zweite, von der in Rede stehenden im Princip durchaus verschiedene Gruppe in der Haut vorkommender Nervenenden umfasst die freien Endigungen, die Endkolben und die Vater'schen Körperchen; sie wird Gegenstand einer späteren Abhandlung sein.

Wende ich mich nun zu der Einzeldarstellung der soeben skizzirten Tastnervenendigungen, so muss ich bezüglich der Methode vorausschicken, dass sich dieselben am besten an Präparaten prä-

sentiren, welche in starken Osmiumsäurelösungen ($^1/_2$—$1^0/_0$) erhärtet sind. Sehr kleine Stückchen ganz frischer Haut, an welchen man im gegebenen Falle so viel wie möglich von den tiefsten Schichten der Cutis und den oberflächlichen der Epidermis durch Rasirmesserschnitte abgetragen hat, werden in die Lösung gebracht und verweilen in derselben ein bis zwei Tage. Dann legt man sie auf dieselbe Dauer in Wasser und schliesslich in starken Alcohol, in welchem sie definitiv aufbewahrt werden. Schneidbar sind die Stücke schon nach den ersten 24 Stunden, doch pflegen in dieser Zeit die Farbenunterschiede noch so gering zu sein, dass es schwierig ist, die Tastzellen zu finden. Nach Verlauf von 14 Tagen bis 3 Wochen aber sind die Präparate so schön in der Farbe nuancirt, dass es schon mit schwachen Vergrösserungen gelingt, die meist ganz hell bleibenden Tastzellen wahrzunehmen.

Bei den schon Eingangs als besonders günstige Objecte genannten Hausschwimmvögeln, der Ente und Gans, sind die Tastzellen so gross, dass sie den Zellen der Spinalganglien nicht nachstehen (im Mittel 0,056 Mm. im Querdurchmesser). Sie wurden hier, wie auch bei den übrigen Vögeln im Schnabel und der Zunge gesucht und auch gefunden. Sowohl frisch, wie auch aus Alcohol und Müller'scher Flüssigkeit zeigen sie sich ebenso deutlich, als in Osmiumpräparaten und so wäre es wirklich zu verwundern gewesen, wenn sie nicht schon gesehen worden wären. Zwar war weder Herbst[1]), der den Schnabel und die Zunge der Ente untersuchte, noch W. Krause[2]), der dieselben Organe bearbeitete, der Tastzellen ansichtig geworden. Letzterer gibt sogar die Vaterschen Körperchen als die einzigen Hautnervenendigungen bei Vögeln an. In neuerer Zeit jedoch ist es Grandry[3]) gelungen, sie zu finden. Freilich aber hat er sie in ihrer Bedeutung nicht erkannt; denn er bildet sie zum Theil zerstört, zum Theil in ganz unmöglichen Formen ab, und sagt über sie weiter nichts, als er habe Nervenendigungen gefunden, »sur la structure desquels je ne suis pas encore tout à fait fixé, surtout au point de vue de la terminaison du nerf«. Sonst finde ich sie in der Literatur weiter nicht erwähnt.

---

1) Die Pacinischen Körperchen. Göttingen 1848.

2) Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Hannover 1860.

3) Sur les corpuscules de Pacini. Journal de l'anatomie etc. von Robin. Bd. VI. 1869. p. 393.

Was ihr Aussehen anlangt, so gleichen sie ganz und gar den Zellen der Spinalganglien. Die zarte und gleichmässige Granulirung, der runde und mit derber Hülle versehene Kern, sowie die concentrische und radiäre Streifung, welche durchaus der von M. Schultze beschriebenen Ganglienzellenstructur entspricht, charakterisiren sie genügend. Auch die Eigenschaft des Kernes, durch die Einwirkung der Essigsäure abzublassen, theilen sie mit den Ganglienzellen.

Das wichtigste und sicherste Merkmal für ihre Natur aber ist selbstverständlich der Nerveneintritt. Dieser ist nun mit grosser Leichtigkeit zu constatiren. Sowohl an frischen Präparaten (Fig. 1), wie an solchen, die in Osmium gehärtet sind (Fig. 2), sieht man in der Profilansicht den Eintritt der Nervenfaser in die kleinen Tastorgane ohne Anstand. Trifft man bei den Zwillingstastzellen, wie den abgebildeten, ein Profilbild, welches gegen die eben genannten Figuren um 90° gedreht ist, dann erhält man den Querschnitt der eben vom ihrem Marke entblösten Faser (Fig. 4). Stellt man tiefer ein, so sieht man diesen Querschnitt gleichsam zerfliessen, ein Beweis dafür, dass die Faser in die Substanz der Zellen sich auflöst. Die Schwannsche Scheide der Nervenfaser geht in die Hülle der Zellen direct über (Fig. 2), und es ist zwischen beiden kein Unterschied, weder was Lichtbrechung, noch was Dicke anlangt, zu constatiren.

Was die Lage der in der Wachshaut der Ente und Gans liegenden Tastzellen betrifft, so finden sie sich in der eigentlichen Cutis, nicht sehr weit von der Basis des Epithels entfernt, unbedeutend höher, als die reichlich vorhandenen Vater'schen Körperchen. Sie sind, wie die Vergleichung von Quer- und Flächenschnitt ergibt (Fig. 3), flach kuchenförmig gestaltet, und liegen stets so, dass die Fläche der Zellen der Oberfläche der Haut parallel steht, während man die Kantenansicht (Fig. 1—3) auf dem Querschnitt der Haut zu sehen bekommt.

In der Wachshaut der Ente bildet das Vorkommen regelmässiger Zwillingszellen das gewöhnliche Verhalten, doch findet man auch öfter drei und vier Zellen übereinander liegen, selbst Combinationen von grösseren und kleineren Tastzellen, wie in Fig. 5, fehlen nicht. Bei der Gans sind die Gestalten weniger regelmässig, man kann sogar sehr grosse Zellen finden, welche zwei bis drei Kerne enthalten. Ueberhaupt ist bei letzterem Thier die Wachshaut sowohl mit reichlicheren, als auch mit mannigfaltigeren Endigungen

versehen, wie bei der Ente, während hinwiederum diese in der Zunge einen bedeutenderen Formenreichthum zeigt, als die Gans. Die Zunge der Ente kann man sogar das schönste und auch bequemste Object für das Studium der Tastzellen nennen. Denn stets gelingt es mit voller Sicherheit die an Nervenendigungen sehr reichen Papillen frisch zu schneiden, oder in Osmium genügend zu erhärten. In Fig. 9 habe ich die Oberfläche einer Entenzunge dargestellt. In a, b und c sieht man grössere und kleinere verhornte Papillen, welche sämmtlich Tastzellen, meist als Zwillinge, enthalten; die in d angegebenen Papillen aber sind weich, überragen kaum das Niveau der Schleimhaut und sie sind es, welche vor allem reich an Nervenendigungen sind. In Fig. 8 ist der Durchschnitt einer solchen Papille abgebildet. Die Vater'schen Körperchen liegen mehr nach der Basis zu, während die Tastzellencombinationen die Spitze des Hügels dicht unter dem Epithel einnehmen. Man trifft Papillen, welche noch weit mehr Tastorgane enthalten, als die abgebildete.

In denselben sieht man nun die deutlichsten Uebergänge von den kleinsten einfachen Tastzellen bis zu den zusammengesetzten Tastkörperchen, und es sind die in Fig. 6 und 7 dargestellten Endorgane dieser Stelle entnommen. Besonders Fig. 6 ist für das Verständniss von der Endigungsweise der Nerven von hoher Wichtigkeit. Hier zieht die blass gewordene Nervenfaser in dem Tastkörperchen, welches aus vier Zellen besteht, in die Höhe, und tritt immer zwischen je zwei Zellen mit einer kleinen Verbreiterung ein. Ob hier nun blos der einen oder ob beiden Zellen Nervensubstanz durch eine solche Endigung zugeführt wird, ist natürlich mit absoluter Sicherheit nicht zu entscheiden, doch sprechen die Zwillingstastzellen wie Fig. 2, entschieden für das letztere. Begegnet man einer einfachen Tastzelle, bei welcher man eine günstige Profilansicht des Nerveneintrittes findet, so sieht man hier ebenso wie bei den Säugethieren, dass der Axencylinder einfach mit dem Zellprotoplasma zusammenfliesst. Die Art und Weise, wie ein zusammengesetztes Tastkörperchen zu Stande kommt, erläutert ein Blick auf Fig. 7 besser, als alle Worte.

So ausnehmend schöne und bequem zu untersuchende Objecte, wie die Entenzunge finden sich in der ganzen von mir bis jetzt untersuchten Thierreihe nicht mehr. Doch sind auch bei den anderen im Haus gehaltenen Vögeln, dem Huhn und der Taube die Verhält-

nisse günstiger, als bei vielen anderen Species[1]). Besonders die Gaumenseite der Spitze des Oberschnabels liefert recht gute Präparate. Die Zellen sind bei weitem kleiner, als bei den Schwimmvögeln, und liegen in und unter den Papillen meist gruppenweise zusammen. Im ersten Augenblick ist man sogar versucht, Gruppen, wie die in Fig. 10 abgebildete, besonders wenn sie noch etwas dichter stehen, für Knorpelzellen zu halten. Die gewöhnlichen Reactionen aber ergeben die Unmöglichkeit einer solchen Täuschung und der Herantritt von Nervenfasern sichert die Diagnose vollständig. Man findet hier oft sehr dicht zusammenliegende Gruppen, doch kommt es zur nachweislichen Bildung von einfachen Tastkörperchen nicht. Zwillingstastzellen scheinen die höchste Entwickelungsstufe der Tastnervenendigung darzustellen.

In der Schnabelspitze der Taube (Fig. 11) zeigt sich ein Verhältniss, welches als Uebergang zum Vorkommen bei anderen Wirbelthierklassen von Interesse ist. Man beobachtet hier nämlich nicht selten, dass die Tastzellen, aus der Cutis sich erhebend, in das Epithel vorrücken. Sie ragen dann entweder nur zur Hälfte ihres Körpers in das Stratum mucosum hinein oder befinden sich ganz in demselben, von den Epithelzellen so vollkommen umschlossen, dass nur noch ein schmaler Stiel, nämlich der eintretenden Nerve, die Verbindung mit der Cutis aufrecht erhält. Die regelmässige discusartige Gestalt der Zellen, wie sie in der Cutis ausnahmslos beobachtet wird, ändert sich bei diesen in das Epithel vorgerückten Zellen oft in eine mehr kugelige oder birnförmige um.

Bei der Untersuchung der Säugethierhaut lag es nahe, ebenfalls Stellen zu wählen, welche beim Tasten eine grössere Rolle spielen. Ich wandte mich daher, auch in Berücksichtigung noch anderer Vorzüge dieser Stelle, an die unbehaarten Theile der Schnauze. Vor allem musste der Rüssel des Schweines ein gutes Object sein, wenn wirklich die Annahme, dass man in den beschriebenen Zellen Tastorgane vor sich hat, richtig war. In der That lassen an dieser Stelle auch die Tastzellen sowohl an Zahl, wie an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Doch war es höchst auffallend und interessant, dass hier die fraglichen Zellen nicht in der Cutis, wie es bei den

---

1) Bei Singvögeln z. B. sind die Zellen sehr flach, die Tastkörper also mehr geldrollenartig, wodurch auch Ihlder an der richtigen Erkenntniss der in der Zunge befindlichen Endorgane verhindert wurde.

Vögeln im Allgemeinen der Fall ist, sondern durchweg in der Epidermis ihren Platz finden. Fig. 12 gibt eine Darstellung dieser Verhältnisse. z ist ein Epithelzapfen, wie er zwischen den Papillen (p, p), die hier sehr hoch und schlank sind, in die Tiefe ragt. An seiner Basis zwischen den untersten Zellen des Stratum mucosum liegen die Tastzellen, welche hier im Schweinsrüssel zwar immer ohne näheren gegenseitigen Zusammenhang, aber doch fast stets zu grösseren Gruppen vereinigt, beisammen stehen. Die Basis des Epithelzapfens ist dann förmlich aufgetrieben, um allen Endigungen Platz zu gewähren. Sind die Gruppen klein, so genügt auch der Raum in den nach gewöhnlicher Weise kegelförmig abgestutzten Enden der Epithelzapfen. Oefters begegnet man isolirten Zellen (Fig. 12a), welche sich etwas weiter nach der Hautoberfläche hinauf gelagert haben, aber doch auch hier stets in den allertiefsten Lagen der Epidermis ihren Platz behaupten.

Der Schweinsrüssel ist ebenso, wie die Entenzunge, ein Object, dessen Haut sich auch ohne weitere Behandlung sehr gut zur Ausführung feinster Rasirmesserschnitte eignet, und man kann sich am frischen Organ davon überzeugen, dass man es mit hellen Zellen zu thun hat, deren sehr zarter Kern nur bei voller Aufmerksamkeit dem Beobachter sichtbar wird. Ebenso wie bei der Ente tritt auch hier der Kern auf Essigsäurezusatz weniger scharf hervor, wie in nicht nervösen Zellen. Verdünnte Natronlösung, das alte Universalreagens für Tastkörperchenuntersuchungen, verwandelt die ganze Tastzellengruppe schnell in eine gleichmässige, schwach granulirte Masse, während die Epithelzellen in der Umgebung ihre Conturen noch durchaus erhalten zeigen. Wahrscheinlich beruht auch auf dieser Eigenschaft der Natroneinwirkung das Auffinden des angeblichen Innenkolbens im Innern der menschlichen Tastkörperchen.

Wendet man Osmiumsäure an, dann werden die Epithelzellen dunkel, wie es in Fig. 12 wiedergegeben ist. Die Tastzellen aber treten als ganz helle Blasen mit dem unveränderten blassen Kern aus der dunkelen Umgebung scharf hervor und lassen sich, auch wenn sie einzeln liegen, deutlich erkennen. Sie sind von einer sehr scharf contourirten Hülle umgeben, welche sich hier ebenso, wie bei den Vögeln als die directe Fortsetzung der Schwann'schen Nervenscheide zeigt. Ein gezackter Grenzcontour, wie er bei den mit Riffen versehenen umliegenden Epithelzellen schön zur

Beobachtung kommt, fehlt durchaus, was ebenfalls dazu beiträgt, die Zellen vor ihrer Umgebung auszuzeichnen.

Hat das Osmium, wie es manchmal, besonders bei zu dicken Stücken, vorkommt, nicht die gewünschte Wirkung gehabt, dann sieht man viele Epithelzellen von Vacuolen eingenommen, welche hier und da den Tastzellen nicht ganz unähnlich aussehen. Doch ist eine Verwechselung wegen des Fehlens jeder Andeutung eines Kernes in dem hellen Raum nicht wohl möglich. Die Tastzellen pflegen sich in einem solchen Falle auch nicht intact zu halten, sondern verändern sich so, dass sie, zu einer glasigen Scheibe zusammengeschrumpft, der äusseren (d. h. der Hautoberfläche zugewandten) Seite ihrer Umhüllung anliegen.

Der continuirliche Zusammenhang des Zellprotoplasmas mit der doppeltcontourirten Nervenfaser ist bei Säugethieren weit schwieriger zu constatiren, als bei den genannten Vögeln und es würde uns kein Vorwurf treffen, wenn wir beim Tastsinn ebenso, wie beim Geruchs-, Geschmacks- und Gesichtssinn ein kleines Stückchen Continuität zwischen dem Nerven und dem eigentlichen Endorgane vermissten. Doch ich befinde mich in der glücklichen Lage, auch beim Säugethier den Zusammenhang ganz und ohne Unterbrechung constatiren zu können. Die Schwierigkeit einer vollständigen Darstellung des Verlaufes von der doppeltcontourirten Nervenfaser bis in die Zelle beruht darin, dass die Faser schon sehr frühe, während sie sich mehrfach theilt, ihr Nervenmark verliert, wodurch sie in dem umgebenden Bindegewebe gar nicht mehr aufzufinden ist. Gelingt dies aber doch, und hat man eine Fibrille bis zum Eintritt in das Epithel verfolgt, dann windet sie sich hier meist zwischen den Epithelzellen so mäandrisch durch, dass man sie alsbald aus dem Gesichte verliert, und nur selten ist ein Fall, wie der in Fig. 12 bei b dargestellte, wo in Einem Schnitte der ganze Verlauf einer Faser bis in die Zelle sichtbar wird.

Doch wendet man sich an ein anderes Object, dann verschwinden alle Schwierigkeiten, und der ganze Zusammenhang lässt sich fast immer demonstriren, — es ist dies in den Tasthaaren. Schon Dietl[1]) und Sertoli[2]) haben hier die Nerven durch die Glashaut bis in das Epithel der Wurzelscheide verfolgt, aber die Endigung

1) Wiener Sitzungsberichte 66. Band. III. Abthl. 1872.

2) Sertoli, Estratto dalla Gazzetta Medico-Veterinaria Anno II.

nicht ganz richtig erkannt. Der letztere glaubte die Terminalgebilde in sternförmigen, anastomosirenden Zellen zu sehen, während der erstere knopfförmige Endigungen beschreibt. Beide wurden sie durch die Vergänglichkeit der Tastzellen irre geleitet. In Gold nämlich zieht sich deren blauroth gefärbtes Protoplasma in den verschiedensten Formen von der Wand zurück und täuscht so sternförmige Zellen vor, während in Osmium ebenfalls mancherlei Zerstörungsformen vorkommen, die wiederum ganz an die Dietl'schen Bilder erinnern (vergl. Fig. 14). Der Grund, warum es so schwer ist, an grösseren Tasthaaren ganz vollkommen erhaltene Tastzellen zu sehen, ist der, dass das Reagens, auch wenn man den Balg öffnet, doch durch die dicke Glashaut nur sehr schwer einzudringen vermag und dadurch den zarten Nervengebilden Zeit lässt, sich vor der Einwirkung des Reagens zu verändern. Benutzt man aber die kleinsten Tasthaare, wie sie sich an der Grenze der behaarten Lippen bei allen Säugethieren finden, und wie sie als ganz kleine Borsten auf der Fläche des Schweinsrüssels in ziemlich regelmässigen Abständen stehen, dann erhält man eine genügende Reaction. Die Fig. 13 stellt den Querschnitt durch ein Rüsseltasthaar des Schweines dar, und zwar ist der Schnitt ziemlich dicht unter den Talgdrüsen geführt. Es sind hier die Zellen ganz ebenso schön, wie in den Epithelzapfen der eigentlichen Haut erhalten und man sieht die Fasern, welche meist schon ihre Markscheide abgeworfen haben, in ihre Hülle eingeschlossen, durch die dünne Glashaut durchtreten und in das Protoplasma der Zellen sich einsenken. Die letzteren bilden einen Gürtel um das Haar, den man am besten mit dem Gürtel vergleichen kann, welchen die Geschmacksknospen um die Papillae vallatae bilden.

Verzichtet man auf die Darstellung des ganz directen Zusammenhanges, so kann man sich aus jedem Präparate die Durchschnitte zusammensuchen, die die Continuität fast ebenso sicher erschliessen lassen, wie es eines der ersteren Präparate vermag. So kann man einerseits die Zellen mit ihren Stielen — den Axencylindern — gegen die Cutis hinstreben sehen, während man die Nerven, ihr Mark abwerfend, in die nächste Nähe des Epithels herantreten sieht. Soweit wie in Fig. 15 ist der Zusammenhang bei den anderen Sinnesorganen kaum verfolgt, und trotzdem steht man nicht an, denselben zu präsumiren, so dass es wohl kein allzu gewagter Schluss ist, wenn ich annehme, dass bei a nur eine kleine

Biegung des Nerven durch den Schnitt weggenommen ist, und dass hier der Zusammenhang mit der Tastzelle bestand.

Vergleicht man ferner die Verhältnisse, wie sie in Fig. 13 bei a', b und c dargestellt sind, dann wird man leicht erkennen, dass es bei a' nur eines etwas tiefer gelegten Schnittes bedurft hätte, um ein Bild, wie in b zu erhalten, und dass sich an dieses wieder der in c gezeichnete Nervendurchschnitt unmittelbar anschliesst. Einmal darauf aufmerksam geworden, findet man solche Durchschnitte in allen Präparaten wieder.

Ebenso, wie beim Schwein und Rind, so lassen sich auch beim Schaf, bei der Katze, dem Hund, Kaninchen und allen übrigen in unseren Gegenden lebenden Säugerklassen die Tastzellen an den empfindlichsten Stellen nachweisen, und ich habe ausser an der Schnauze, auch an der Lippe, den Augenlidern, der Vola manus und Planta pedis, an den Ohren, dem Schwanze u. s. w. solche gefunden. Ich darf über dieselben jedoch hier, wo es sich nicht um eine systematische Specialuntersuchung handelt, hinweggehen.

Beim Menschen nun, wo sich in den Tastkörperchen wieder Endorgane finden, welche in die Cutis herunterrücken, ist deren Analysirung desshalb etwas schwierig, weil sie von einer ziemlich derben, mit Kernen versehenen Faserhülle umgeben sind. Doch ist es auch hier auf recht feinen Schnitten möglich, die zellige Structur des Körperchens in weiterer Ausdehnung zu beobachten (Fig. 16). Hier noch näher auf diese zellige Beschaffenheit der Tastkörperchen einzugehen, halte ich für überflüssig, da es auf jedem Querschnitte der Haut, welcher Tastkörperchen enthält, möglich ist, durch Drehung der Mikrometerschraube nachzuweisen, dass die Querstreifen des Tastkörperchens nicht Oberflächengebilde sind, sondern vollständig durchgehenden Trennungsflächen entsprechen, wodurch schon an sich ein unregelmässig geldrollenartiger Aufbau der Tastkörperchen bewiesen wird. Ferner aber hat schon Langerhans[1]) davon eine so durchaus treue Darstellung sowohl was die Beschreibung, als was die Abbildungen anlangt, gegeben, dass ich mich hier beschränken kann, darauf zu verweisen. Die eigentliche Bedeutung der Zellen aber ist diesem Forscher entgangen, aus dem schon oben angeführten Grunde, weil nämlich die menschliche Haut für den Anfang das weitaus ungünstigste Object zum Studium der Tast-

---

1) Schultze's Archiv Bd. IX. p. 730.

körperchen bildet. Er charakterisirt die Tastzellen folgendermassen: »Gestalt der Kerne, der Zellen und mehr fast noch ihre Färbung stimmen mit der von Bindegewebszellen überein und es wird daher gerathen sein, sie bis auf Weiteres der gemischten Gesellschaft dieser Elemente anzureihen«.

Die Nerven aber verfolgt er bis zu dem Aufhören des Myelingehaltes (seine Endknospen), und glaubt die Endigungen in den angeschwollenen Myelinknöpfchen zu sehen. Es ist nun schon a priori unwahrscheinlich, dass ein Nerve bis zu seinem definitiven Ende das Myelin bewahrt, und ausserdem lässt sich ganz zweifellos nachweisen, dass eine Anzahl von Nervenfasern ihr Mark abwirft und in der bekannten Weise, als dünner Faden von zwei Contouren begrenzt, sich fortsetzt. Die Endknospen erklären sich dadurch, dass man stets, wenn die marklose Faser nicht in gleicher Flucht mit der markhaltigen liegt, von welcher sie abgeht, sondern sich im Winkel von ihr trennt, eine den Endknospen analoge knopfförmige Abrundung derselben findet (Fig. 14).

Dass die an ein menschliches Tastkörperchen herantretenden Nervenfasern in bestimmten Beziehungen zu den einzelnen Abtheilungen stehen, oder mit andern Worten, dass das menschliche Tastkörperchen ein zusammengesetztes ist, welches sich aus mehreren einfachen aufbaut, hat auch schon Thin [1]) beschrieben und illustrirt. Ich kann noch hinzufügen, dass man nicht selten auch Papillen findet, in welchen sich die einfachen Tastkörperchen gar nicht näher vereinigen, sondern von je einer dunkelrandigen Faser versorgt, zerstreut im Bindegewebe eingebettet sind.

Auch einzelne Tastzellen kommen in der Finger- und Zehenhaut des Menschen vor. Sie sind freilich nicht sehr häufig und man kann Schnitten begegnen, wo man sie erst nach langem Suchen zu Gesicht bekommt. An anderen Stellen der Haut, welche der Tastkörperchen ganz entbehren, oder doch deren sehr wenige haben, sind die vereinzelten Tastzellen häufiger, und suchen sich dann als Standort mit Vorliebe die in die Tiefe ragenden Epithelzapfen aus, wie es Fig. 17 von einem der Unterschenkelhaut entnommenen Schnitte zeigt. Dicht hinter dem Nagelfalz und am Hals, den einzigen Gegenden, welche ich bis jetzt ausserdem untersuchen konnte,

---

1) Wiener Sitzungsberichte Mai 1873; ferner: Journal of Anatomy and physiol. Bd. VIII. p. 30.

ist das Verhältniss nicht anders. An allen diesen Stellen liegen die Tastzellen stets in der tiefsten Schichte der Epidermis, wie es auch in Fig. 17 dargestellt ist. Mit der Hälfte ihres Leibes pflegen sie sogar in die Cutis hineinzuragen. Ja es sind mir mehrmals Präparate begegnet, in welchen einzelne Tastzellen ganz in die Cutis heruntergerückt waren und dann dicht unterhalb des Epithelstratum ihren Platz fanden.

Den Zusammenhang der Tastzellen in der menschlichen Haut mit doppeltcontourirten Nervenfasern nachzuweisen, ist mir bis jetzt noch nicht mit wünschenswerther Sicherheit gelungen. Man sieht zwar alle Bilder, welche auf eine abgehende Faser hindeuten beim Menschen ebenso, wie bei den oben beschriebenen Säugethieren (vergl. Fig. 13, 15 u. 17), doch verliert sich der von der Zelle ausgehende Fortsatz regelmässig an der Grenze der Cutis, während die Nerven, wie es schon R. Wagner bekannt war, an vielen Stellen der Haut ganz zu fehlen scheinen, d. h. des Markes entbehren. Auch das Gold hat mir in der Verfolgung des Zusammenhanges nur so viel geleistet, dass ich denselben einmal gesehen zu haben glaube. Ein solches Unicum aber beweist natürlich nur sehr wenig oder gar nichts. Es muss desshalb einer anderen Methode vorbehalten bleiben, diesen Zusammenhang noch zu constatiren. Trotzdem aber wage ich es jetzt schon, die in Fig. 17 abgebildeten Zellen als Tastzellen anzusprechen, weil die Analogie mit den beim Schwein, Rind, Schaf und anderen Thieren gefundenen, wo es regelmässig gelang, den Zusammenhang von Nerv und Zelle sichtbar zu machen, eine so vollkommene ist, dass eine Verwechselung mit anderen Gebilden ausgeschlossen erscheint.

Es würde nun noch die Frage zu beantworten sein, ob die von mir beschriebenen Zellen dasselbe sind, wie die Langerhans'schen [1]), oder ob man Gebilde anderer Art vor sich hat. Dem Leser wird es nach dem Vorstehenden schon jetzt nicht mehr zweifelhaft sein, dass Langerhans andre Dinge beschreibt. Denn erstens sind die von mir aufgefundenen Zellen nichts weniger als sternförmig und zweitens befinden sie sich nicht an der äusseren, der

1) Virchow's Archiv Bd. 44. p. 325. Auf die Besprechung der von Tomsa (Wiener med. Wochenschr. 1865. No. 53) mitgetheilten Untersuchungen kann ich augenblicklich nicht weiter eingehen, da es mir bis jetzt an Gelegenheit fehlte, seine Ergebnisse einer Nachprüfung zu unterwerfen.

Hornschicht zugewandten Grenze der Schleimschichte, sondern ausnahmslos an der inneren, der Cutis anliegenden Seite derselben. Ausserdem ist es möglich, auch an gut conservirten Osmiumsäure-Präparaten die Langerhans'schen Zellen nachzuweisen und so durch ganz directen Vergleich an einem und demselben Schnitte zu constatiren, wie sehr sich die Tastzellen davon unterscheiden.

Die Bedeutung derselben ist durch vergleichende Untersuchung an verschiedenen Säugethierspecies zu ermitteln. Man hat nichts weiter vor sich als Pigmentzellen, mögen sie nun wirklich Pigmentmolecüle beherbergen oder nicht. Schon Paladino [1]) hat auf die Aehnlichkeit der Langerhans'schen Zellen mit Pigmentzellen hingewiesen, ohne ihre Identität geradezu zu behaupten. Auch ich schwankte einige Zeit, bis ich durch zwei sich ergänzende Beobachtungen völlige Sicherheit erhielt. Ich fand nämlich, dass die grossen, den Corneakörperchen nicht unähnlichen Pigmentzellen, welche die äusserste Schichte der Froschhaut bilden, nicht selten, besonders an schwach pigmentirten Stellen in grösserer Anzahl ohne ein einziges Pigmentkörnchen angetroffen zu werden. Sie haben ganz die sternförmige Gestalt der Pigment tragenden Zellen, hängen auch mit solchen durch Anastomose zusammen und unterscheiden sich von ihnen nur durch ihr protoplasmatisches Aussehen. Es stand also fest, dass es auch unter durchaus normalen Verhältnissen Pigmentzellen ohne Pigment gibt, wie man es ja schon von dem pathologischen Präparat der albinotischen Choroidea her wusste. Ich machte darauf folgenden Versuch: Ein schwarz und weiss gefleckter Schweinsrüssel wurde so in Stücke geschnitten, dass die schwarzen Inseln und die weissen Stellen von einander getrennt wurden. Ein Schnitt durch das frische Organ bewies, dass in letzteren Theilen keine Spur von Pigment zu bemerken war. Die pigmentirten Stellen behandelte ich nun mit Osmium in der gewöhnlichen Weise, während ich die unpigmentirten Stücke in Goldlösung legte. Die Anfertigung der Schnitte ergab dann eine so absolute Uebereinstimmung in Lagerung, Aussehen und Menge der sternförmigen Zellen, in dem einen Präparat durch Pigment, in dem anderen durch Gold dunkel gefärbt, dass es unmöglich gewesen wäre, sie zu unterscheiden, hätte nicht der braune resp. rothe

---

1) Sulla terminazione dei nervi cutanei delle laltra. Bulletino dell' Associatione dei Naturalisti Medici per la mutua istruzione. No. 10. 1871.

Grundton der Schnitte die Herkunft bewiesen. Auch von anderen Thieren entnommene Präparate waren so täuschend, dass es an vergoldeten Objecten oft genug unmöglich war, zu sagen, ob man pigmentirte Zellen vor sich hatte, oder nicht.

Im Gegensatz zu den Langerhans'schen Zellen erhalten sich die Tastzellen in Gold meist ziemlich schlecht. Wenn auch die Hülle oft ihre ursprüngliche Form bewahrt, so ändern doch die Zellen selbst ihre Gestalt nicht unbeträchtlich und man erhält Bilder, wie sie auch an missglückten Osmiumpräparaten zur Beobachtung kommen (Fig. 14).

Die Langerhans'schen Zellen dürfen also nach solchen Ergebnissen ihres bisher zweifelhaften Charakters entkleidet und definitiv in die Reihe der Bindegewebselemente verwiesen werden. Auch mit den von Freyfeld-Szabadföldy [1]) beschriebenen, von Luschka [2]) bestätigten Zellen ist es nicht anders. Sie lassen sich besonders schön und reichlich in den Tasthaar-Bälgen der Katze nachweisen, ohne jedoch weder frisch noch in Osmiumsäure, noch auch in Gold eine Färbung und einen Zusammenhang mit irgend einer Nervenfaser erkennen zu lassen.

So darf ich denn als Thatsache aussprechen, dass in der Haut nur eine einzige Art der Nervenendigung in Zellen vorkommt, die Endigung in Tastzellen.

Ausserdem aber konnte ich sowohl bei den Vögeln, wie auch bei den Säugethieren die an manchen Stellen in sehr bedeutenden Mengen vorkommenden Vaterschen Körperchen, die einfacheren Endkolben, bei den Säugethieren auch die frei zwischen den Epithelzellen des Stratum mucosum liegenden knopfförmigen Endigungen von Nerven bestätigen, und zwar gerade da, wo die meisten Tastzellen liegen (Entenschnabel, Schweinsrüssel) am schönsten. Es ergibt sich also das ebenso unerwartete, wie interessante Schlussresultat:

In der Vogel- wie Säugethierhaut kommen nebeneinander zwei nach dem ursprünglichen Bauplane grundverschiedene Arten der Nervenendigung vor, einmal in Tastzellen und dann mit freien Endknöpfchen.

---

1) Beitr. zur Histol. der Zungenschleimhaut. Virchow's Archiv Bd. 38. p. 177.

2) Schultze's Archiv Bd. V. p. 126.

Der Versuch liegt nun sehr nahe, diese Verschiedenheit auch physiologisch zu verwerthen, und ich glaube auch in der That die zelligen Enden als eigentliche Tastnerven, die freien Enden dagegen als Temperaturnerven deuten zu dürfen, worüber ich an anderer Stelle mehr berichten werde.

Rostock, Pfingsten 1875.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XLII u. XLIII.

Fig 1. Zwillingstastzelle aus einer verhornten Seitenpapille der Entenzunge. In dem frisch unter Humor aqueus untersuchten Präparat sind die Kerne nicht sichtbar, während sich der Eintritt der blass werdenden Nervenfaser in die Spalte zwischen beiden Tastzellen deutlich präsentirt.

Fig. 2. Zwillingstastzelle aus der Wachshaut der Ente. Die Zellkerne, der Nerveneintritt und der Uebergang der Schwann'schen Scheide in die Tastzellenhülle sind sichtbar (Osmiumsäure-Präparat, wie alle übrigen Figuren mit Ausnahme von Fig. 9).

Fig. 3. Flächenschnitt einer Tastzelle ebendaher. Der schwarze daneben befindliche Durchschnitt ist die zugehörige doppeltcontourirte Nervenfaser.

Fig. 4. Zwillingstastzelle ebendaher. Zwischen den beiden Zellen ist der Durchschnitt der eintretenden, nun marklosen Nervenfaser sichtbar.

Fig. 5. Tastzellencombination ebendaher.

Fig. 6. Einfaches Tastkörperchen aus einer weichen Zungenpapille der Ente. Die Nervenfaser verliert beim Eintritt zwischen Scheide und Tastzellen ihr Myelin, und senkt sich aufwärts ziehend mit kleinen Verbreiterungen zwischen je zwei Tastzellen ein.

Fig. 7. Zusammengesetztes Tastkörperchen ebendaher.

Fig. 8. Durchschnitt durch eine weiche Zungenpapille der Ente, mit Tastzellen und Vaterschen Körperchen.

Fig. 9. Oberfläche der Entenzunge. a, b, c verhornte, d weiche Papillen.

Fig. 10. Papille aus der Schnabelspitze des Huhnes. Tastzellen und Nervenfasern.

Fig. 11. Papille aus der Schnabelspitze der Taube. Einzelne Tastzellen sind in das Epithelstratum vorgerückt.

Fig. 12. Epithelzapfen (z), aus dem Schweinsrüssel, eine grössere Tastzellengruppe enthaltend. p, p die neben dem Epithelzapfen aufsteigenden Papillen. a. Isolirte Tastzelle. b. Tastzelle, in welche sich eine Nervenfaser einsenkt.

Fig. 13. Tasthaar vom Schweinsrüssel. a, a, a' In die Tastzellen eintretende Nervenfasern. b. Durchschnitt einer Nervenfaser, die sich eben mit der Zelle vereinigt. c. Durchschnitt einer solchen dicht vor der Vereinigung.

Fig. 14. Längsschnitt eines Tasthaares der Katze. Die Tastzellen sind schlecht conservirt. a. Glashaut zwischen dem Balg und dem Epithel der Wurzelscheide.

Fig. 15. Tastzellen in einem Epithelzapfen aus der Nase des Rindes.

Fig. 16. Tastkörperchen aus dem menschlichen Finger. Längsschnitt, die zellige Structur ist sichtbar.

Fig. 17. Tastzellen in einem Epithelzapfen aus der Haut des menschlichen Unterschenkels.

Ueber die Endkolben der Conjunctiva.

Von

Dr. L. R. Longworth,
Cincinnati, Ohio.

(Aus dem anatomischen Institute zu Strassburg.)

Hierzu Taf. XLIV.

Die von W. Krause[1]) in der Conjunctiva des Menschen und einiger Säugethiere entdeckten »Endkolben« sind bis zur Stunde noch ein vielfach bestrittenes Object gewesen. Bald nach der Publication der ersten Krause'schen Arbeiten suchte J. Arnold[2]) die Endkolben als Kunstproducte hinzustellen. Krause selbst vertheidigte Angaben zu wiederholten Malen, Frey[3]), Lüdden[4]), ein Schüler Köllikers, Letzterer selbst[5]), Lightbody[6]), Mauchle[7])

---

1) Ueber Nervenendigungen. Ztschr. f. rat. Med. von Henle u. v. Pfeuffer, III. Reihe, 5. Bd. 1858, p. 28. — Ferner: Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven, Hannover, 1860, 8. p. 112. — Ferner: Anatomische Untersuchungen, Hannover, 1861. 8.

2) Ueber die Endigung der Nerven in der Bindehaut des Augapfels und die Krause'schen Endkolben. Virchows Arch. für pathol. Anat. 24. Bd., p. 250 und 26. Band, p. 306.

3) Lehrb. d. Histologie, 2. u. 4. Aufl. p. 337.

4) Nachuntersuchung über die Krause'schen Endkolben etc. Zeitschr. für wiss. Zool., XII. Band. p. 470.

5) Gewebelehre, 4. Aufl. 1863. p. 116.

6) Observations on the compar. anat. of the cornea of vertebrates Journ. of anat. and. physiol. Nro. I. 1866. p. 15.

7) Die Nervenendigungen in der Conjunctiva bulbi, Arch. f. patholog. Anatomie. 41. Bd. p. 148.

und Rouget[1]) bestätigen dieselben. Andere Autoren, Helfreich[2]), Morano[3]), Stricker[4]), berühren diesen Gegenstand bei Besprechung der Conjunctival-Nerven entweder gar nicht, oder haben (Helfreich) die wenig unterstützende Angabe, dass sie nur einmal, und zwar beim Frosch, ein Gebilde gefunden haben, welches einem Endkolben gleich sah. Die beiden neuesten Bearbeiter der Conjunctiva, Ciaccio[5]) und Waldeyer[6]), kommen, der Erstere zu einem positiven, der Letztere zu einem negativen Resultate.

Ich hatte in jüngster Zeit Gelegenheit, ein von W. Krause an Prof. Waldeyer eingesendetes Präparat von menschlichen Conjunctival-Endkolben zu sehen, welches allerdings keinen Zweifel übrig liess, dass diese Gebilde in der menschlichen Conjunctiva, so wie sie W. Krause beschrieben hat, existiren. Es handelte sich nunmehr, die Existenz der conjunctivalen Endkolben als normaler Nervenendigungen zugegeben, darum, nachzusuchen, worin der Grund der so widersprechenden Angaben der einzelnen Forscher, die doch mit denselben Methoden arbeiteten, gelegen habe und ein Untersuchungs-Verfahren ausfindig zu machen, welches diese Bildungen sicher zu jeder Zeit demonstrabel mache, und fernerhin nähere Einsicht in den Bau dieser interessanten Terminalgebilde zu gewinnen.

Die von W. Krause selbst empfohlenen Untersuchungsweisen (Terminale Körperchen, pag. 133, und briefliche Mittheilung an Prof. Waldeyer vom 31. Mai 1874) bestehen in der möglichst vorsichtigen Abtragung eines grösseren Stückes ganz frischer Conjunctiva, bei sorgfältiger Entfernung des subconjunctivalen Gewebes, so dass man nur die allernothwendigsten Gewebsschichten — die End-

1) Mémoire sur les corpusc. nerveux qui se rencontrent à l'origine des nerfs sensitifs, dans les papilles de la peau et des muqueuses. Arch. de physiologie (Brown-Séquard, 1868. Nro. 5. p. 591.

2) Ueber die Nerven der Conjunctiva und Sclera. Würzburg 1870. 8. 35 S.

3) Ueber die Nerven der Conjunctiva. Arch. f. Ophthalmologie. Bd. 17. Abth. 2. p. 228.

4) Stricker, Gewebelehre, Artikel: Conjunctiva und Sclerotica p. 1142.

5) Osservazioni intorno alla struttura della congiuntiva umana. Bologna, 1874. 4. (Memorie dell' Accademia delle Scienze dell' Istituto di Bologna p. 34.)

6) Handbuch der gesammten Augenheilkunde redigirt von Graefe und Saemisch. Bd. 1. 1874. Artikel: Cornea, Sclera, Lider und Conjunctiva. p. 169 ff.

kolben liegen nahe unter dem Epithel — conservirt. In einem solchen wirklich frischen Präparate menschlicher Conjunctiva seien die Endkolben am besten zu sehen. Ist aber die Conjunctiva nicht mehr ganz frisch, wie es bei den menschlichen Augen meistens der Fall sein wird, so macerire man die Conjunctivalstücke in verdünnter Essigsäure, bis das Bindegewebe gequollen und durchscheinend geworden ist. Diese Verfahren sind, wie wir uns überzeugt haben, durchaus brauchbar, um die Existenz der Endkolben nachzuweisen; sie entziehen sich aber, wie namentlich die Polemik J. Arnolds gezeigt hat, nicht dem Vorwurfe, dass sie unter Umständen Artefacte erzeugen können; man kann die so gewonnenen Präparate nur kurze Zeit (die Essigsäure-Präparate machen nach Krause's eigener brieflicher Angabe davon eine Ausnahme, da Krause solche 9 Jahre aufbewahrt hat, conserviren, und geben keinen Aufschluss über den feineren Bau der Endkolben. W. Krause selbst hat (briefliche Mittheilung) Goldchlorid, Ueberosmiumsäure, Tinctionsmethoden, Durchschnitte versucht, bis jetzt aber keine Vortheile davon gehabt. Ciaccio hat vorzugsweise das Goldchlorid in Anwendung gebracht, und damit einige bemerkenswerthe Resultate erzielt, von denen weiter unten noch näher die Rede sein wird. Er erwähnt auch die Anwendung von Ueberosmiumsäure; seine Abbildungen und, wie es scheint, seine Beschreibungen beziehen sich aber vorzugsweise auf Goldchloridpräparate; übrigens beschreibt er sein Verfahren nicht genauer.

Ich kann nach längeren Versuchen nachstehende Untersuchungsweise empfehlen, welche einmal die Existenz der Endkolben als normaler Gebilde, wie ich meine, über jeden Zweifel sicher stellt, es ermöglicht die Präparate auf die Dauer aufzubewahren, und endlich Aufschlüsse über einige bisher nicht bekannte Texturverhältnisse gibt, die für die Beziehungen der Endkolben zu den übrigen Nervenendorganen nicht ohne Interesse sein dürften.

Man schneide die möglichst frischen Bulbi — menschliche Bulbi sind im Allgemeinen bei nicht zu hoher Temperatur 3—4 Stunden nach dem Tode noch brauchbar — schonend, unter Erhaltung von möglichst viel Conjunctiva bulbi, in toto heraus, und befreie sie an dem nicht von der Conjunctiva überzogenen hinteren Abschnitte vom anhängenden Fett-, Muskel- und Bindegewebe. Ein Faden wird an mehreren Stellen durch den freien hinteren Rand der Bindehaut gelegt, die Membran wird mittelst desselben leicht zurück-

gezogen und über dem hinteren Abschnitte des Bulbus befestigt, damit sie ihre natürliche Spannung beibehält. Alsdann wird das ganze Auge in eine $^1/_3$ % Osmiumsäurelösung eingetaucht, oder aber in einem Gefässe durch einen Faden suspendirt, und einfach den Dämpfen einer solchen Lösung ausgesetzt. — In beiden Fällen nach 20 Min. bis $^1/_2$ Stunde bekommt das Epithel eine gelbliche Farbe, und die grösseren Nervenbündel, die im subconjunctivalen Bindegewebe verlaufen, treten schon als schwarze, dem blossen Auge deutlich wahrnehmbare Stränge hervor. Damit aber auch die feinen Nervenfasern in den subepithelialen Schichten der Bindehaut eine tiefe Färbung bekommen, ist es rathsam, die Einwirkung der Ueberosmiumsäurelösung noch durch 12—24 Stunden fortzusetzen. Sollte die Lösung in der Zeit trübe oder bräunlich werden, so muss sie durch eine frische Lösung ersetzt werden. Nach Ablauf dieser Zeit lässt sich das Epithel in der Regel durch leichtes Streichen mit dem Pinsel oder der Fingerspitze in grossen Fetzen entfernen; nur am Limbus haftet dasselbe etwas fester, lässt sich aber meistens mit einiger Geduld durch dieselbe Procedur ohne energischeres Kratzen oder Schaben wegbringen. Sollte man sich aber dennoch genöthigt sehen, von der Staarnadel Gebrauch zu machen, so läuft man bei vorsichtiger Application derselben keine Gefahr, die Endkolben zu zerstören, denn dieselben sind kaum herunterzukratzen, wenn man nicht das ganze Gewebe zerfetzt. — Als nächste Arbeit folgt nun das sorgfältige Abpräpariren eines möglichst dünnen und umfangreichen Stückchens der Bindehaut, welches gleich in Wasser oder mit Zusatz von verdünnter Essigsäure (1—2 %) auf Endkolben durchforscht werden kann. Um die Kerne der Bindegewebshülle der Endkolben besonders hervortreten zu lassen, kann man von einer Tinction derselben Gebrauch machen: die Stücke der Conjunctiva, in der oben geschilderten Weise präparirt, werden zunächst auf eine viertel Stunde in Alkohol und nachträglich in eine verdünnte Lösung von Karmin oder Hämatoxylin gebracht, und in letzterer etwa 12 Stunden belassen. Zum bleibenden Einschluss leistet Glycerin gute Dienste, da die Präparate immer klarer und deutlicher werden, nachdem sie einige Tage lang in demselben verweilt haben.

Auch mit Goldchlorid habe ich gute Bilder der Endkolben bekommen, muss aber meiner Erfahrung nach dem eben geschilderten Verfahren entschieden den Vorzug geben. Nach gelungener Osmium-

tinction müssen die Nerven als sehr dunkel gefärbte Fäden in der hellen und durchsichtig gebliebenen Membran erscheinen, so dass sie auf den ersten Blick mit schwachen Linsen klar und deutlich sich von den übrigen Gewebsbestandtheilen abheben. (So gewonnene Präparate haben sich unverändert jetzt ein Jahr lang conserviren lassen. Waldeyer.) Es ist rathsam, wenn möglich, gleich eine grössere Anzahl (4—6) von Bulbis diesem Verfahren zu unterwerfen, da nicht jedes Präparat gleich gut gelingt und nicht jeder Bulbus eine genügende Anzahl von Endkolben zeigt, um dieselben an herauspräparirten Membranabschnitten leicht zu finden.

In dem eben berührten Umstande, so wie in der ungleichen Vertheilung der in Rede stehenden Terminalkörperchen, worauf auch Krause aufmerksam macht, finde ich den Grund, der einzelne Autoren zur Läugnung der Endkolben in der Conjunctiva veranlasst hat. Zerlegt man die ganze menschliche Conjunctiva bulbi in 5 Segmente, so findet man in zweien derselben meist gar keine Endkolben, in den anderen drei zusammen etwa 30—60 Stück. Diese Zahlen haben übrigens auch nur einen sehr approximativen Werth, da sich die Conjunctiven verschiedener Individuen verschieden verhalten und die Endkolben einer und derselben Conjunctiva wiederum sehr ungleich vertheilt sind; sie sind übrigens niedriger als die von Krause angegebenen. Nach Ciaccio sollen die Endkolben im oberen äusseren Theile der Conjunctiva, im Bereiche des Nervus lacrymalis, für gewöhnlich am häufigsten sein. Ich finde die Endkolben der menschlichen Conjunctiva zahlreicher als die des Kalbes.

Schon W. Krause hat auf den Unterschied aufmerksam gemacht, der zwischen den Endkolben der Menschen und denen der meisten Thiere besteht. Wir haben bei den letzteren (Rind z. B.) Endkolben von länglicher Form, einem verkleinerten Pacini'schen Körperchen mit nur rudimentär entwickelter Kapsel täuschend ähnlich. Diese Endkolben (Fig. 1 u. 2) besitzen eine Bindegewebshülle, welche, wie sich aus den Osmiumsäurepräparaten entnehmen lässt, aus zwei Blättern besteht, einem äusseren und einem inneren. Das innere geht von der Schwann'schen Scheide aus, liegt dem Innenkolben sehr dicht an, und ist mit reichlichen Kernen versehen. Das äussere Blatt, ebenfalls kernhaltig, steht mit dem Neurilemm des eintretenden Nerven in Verbindung, und ist von dem inneren Blatte durch einen beträchtlichen Raum, welcher mit einer augenscheinlich homogenen Substanz ausgefüllt ist, getrennt. Diese zwei

Blätter lassen sich auch bei den rundlichen Endkolben vom Menschen demonstriren (Fig. 3 u. 4), doch liegen sie hier viel näher an einander, und, obwohl man deutlich wahrnehmen kann, dass das äussere Blatt mit dem Neurilemm im Zusammenhange steht, so ist es doch schwer die Verbindung des inneren Blattes mit der Schwann'schen Scheide wegen der Windung und Knäuelung des eintretenden Nerven nachzuweisen. Der Innenkolben der ovalen Endkolben besteht aus einer scheinbar homogenen, oder aber mitunter schwach granulirten Substanz, welche das blasse Nervenendstück eingebettet enthält. Dagegen kann man bei den rundlichen Endkolben mit einer etwas stärkeren Vergrösserung an Osmiumpräparaten wahrnehmen, dass die ganze Masse des sogenannten Innenkolbens aus eng aneinander gelagerten, mitunter einige Fetttröpfchen enthaltenden kernhaltigen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 6). Es würden somit die rundlichen Endkolben in dieser Beziehung mit der Structur der Tastkörperchen, wie sie in neuester Zeit von Langerhans beschrieben worden ist, übereinstimmen, während die ovalen oder länglichen Endkolben der Thiere zu der Gruppe der Pacini'schen Körper zu stellen wären. Uebrigens hat bekanntlich Albrecht Budge vor Kurzem [1]) auch für einen Theil des Innenkolben der Pacini'schen Körper eine zellige Zusammensetzung angegeben, so dass vielleicht hier ein sehr beachtenswerthes einheitliches Texturverhalten existirt. Es war mir bisher nicht möglich, eine zellige Zusammensetzung an dem Innenkolben der ovalen Endkolben nachzuweisen.

Ich will übrigens nicht unerwähnt lassen, dass mir mitunter auch an den rundlichen Endkolben des Menschen Zeichnungen aufgefallen sind, die den blassen Endstücken des Nerven in den ovalen Endkolben des Kalbes glichen. Ich habe solche in Fig. 3 d und Fig. 5 d abgebildet. Bei der starken Aufknäuelung des Nerven am Endkolben hielt es aber ungemein schwer, sich über diese Befunde eine sichere Aufklärung zu verschaffen und muss ich vor der Hand auf eine bestimmte Deutung dieser Bilder verzichten.

In die ovalen Endkolben tritt stets nur ein einzelner Nervenast ein; bei den rundlichen dagegen sind sehr häufig zwei vorhanden, ja ausnahmsweise sogar drei oder vier, wie auch Ciaccio angibt. Diese multipel eintretenden Aeste resultiren fast immer aus der

---

1) Berliner medicinisches Centralblatt 1873. Nro. 38.

Theilung eines Nerven in der Nähe des Endkolbens (Fig. 4 u. 5), oder aber sie kommen von demselben Nervenbündel her; nur einmal habe ich die Beobachtung gemacht, dass zwei Nerven, die von verschiedenen Nervenbündeln herstammten, in demselben Endkolben endigten.

Bezüglich der Grösse der verschiedenen Theile der Endkolben ist Nichts neues mitzutheilen; da die von mir vorgenommenen Messungen mit den von Krause angegebenen vollständig übereinstimmen. Ciaccio will eine zweite Art Endkolben in der menschlichen Bindehaut entdeckt haben, welche er als »fiocchetti nervosi« bezeichnet; er hat diese »Nervenflocken oder Nervenbüschel« aber nur in einem Präparate nachzuweisen vermocht. Ich habe bis jetzt diese Ciaccio'schen Körperchen nicht auffinden können.

Zusatz. Ich habe mich von der Richtigkeit der Angaben des Dr. Longworth, welche er nach sehr sorgfältig im hiesigen anatomischen Institute gefertigten Präparaten aufgestellt hat, vollkommen überzeugt und erkenne nunmehr, unter ausdrücklicher Zurücknahme meiner negativen Mittheilungen im Handbuche von Graefe und Saemisch, die Existenz der W. Krause'schen Endkolben in der Conjunctiva als normaler Gebilde an. Es würde mich freuen, wenn diese Publication zur definitiven Beseitigung eines der vielen Streitobjecte in der Histologie führen möchte.

Nachdem bereits seit längerer Zeit das Manuscript des Dr. Longworth in meinen Händen war, erschienen die interessanten Untersuchungen Fr. Merkel's in vorläufiger Mittheilung, Göttinger Nachrichten 1875, p. 123, welche gegenwärtig im Archive zum Abdruck in ausführlicherer Publication gebracht werden. Merkel hatte die Güte, mir seine Präparate zu zeigen, und konnte er sich auch an den Präparaten des Dr. Longworth von der Richtigkeit der Zusammensetzung der menschlichen Conjunctivaendkolben aus Zellen, wie es von Longworth (s. o.) beschrieben wurde, überzeugen. Merkel, s. vorläufige Mittheilung l. c., nimmt zweierlei verschiedene Arten von Nervenendigungen in der Haut an: freie Endigung und Endigung in Zellen. Nach unsern Befunden würden die Endkolben der menschlichen Conjunctiva, ebenso wie die Tastkörperchen, zu den Apparaten zu rechnen sein, in welchen die Nerven in Zellen endigen. Nach Einsicht der Merkel'schen Präparate habe ich es mir angelegen sein lassen, die conjunctivalen Endkolben des Menschen noch einmal auf dieses Verhalten

hin zu prüfen. Ich konnte mich dabei an Osmiumpräparaten auf das Bestimmteste von dem Uebergange einzelner Nervenfasern in die Zellen, aus denen der Binnentheil des Endkolbens sich zusammensetzt, überzeugen. Das Verhalten erscheint hier ganz so, wie bei den Tastkörperchen. Der oder die in den Endkolben eingetretenen Nervenfasern theilen sich innerhalb desselben noch einigemale, und diese Theilfasern gehen unmittelbar in die Zellen des Binnentheils über, die somit als nervöse erscheinen (Fig. 6 e). Um so mehr scheint mir nun die von Longworth hingestellte Angabe gerechtfertigt, dass die menschlichen Conjunctivaendkolben zu den Tastkörperchen gruppirt werden müssen, da für sie auch der entscheidende Fund Merkel's zutrifft, dass die zugehörigen Nervenfasern in Zellen ihr Ende finden. — Ich will hier nicht unerwähnt lassen, dass bereits Rouget, l. c., die Endkolben mit den Tastkörperchen zusammenstellt, doch stützt er sich dabei auf andere Gründe, da ihm die zellige Zusammensetzung beider Gebilde noch nicht bekannt war. Uebrigens discutirt bereits W. Krause, s. terminale Körperchen p. 161 ff., die Beziehungen der Endkolben zu den Tastkörperchen einerseits und den Pacini'schen Körperchen andererseits; er erblickt namentlich in den menschlichen Endkolben Uebergangsformen zwischen beiden extremen Gebilden — Tastkörperchen und Pacini'schen Körperchen.

Strassburg, Elsass, Juni 1875. Waldeyer.

Erklärung der Abbildungen auf Taf. XLIV.

Fig. 1 und 2. Ovale Endkolben aus der Kalbsbindehaut. a. äussere Scheide, b. innere Scheide, c. Kerne der Scheiden. d. Innenkolben mit Terminalfaser.

Fig. 3, 4, 5. Rundliche Endkolben aus der menschlichen Conjunctiva. d. blasse Faser, einer Terminalfaser ähnlich. a, b, c wie vorhin. e, e in Fig. 4 und 5 Theilungsstelle eines zutretenden Nerven; an derselben befindet sich ein Ranvier'scher Schnürring.

Fig. 6. Endkolben der menschlichen Conjunctiva, Osmiumpräparat. a Zutretender Nerv. b. Scheide mit Kernen. c, c. Theilstücke des Nerven, deren Endigung nicht sicher gestellt werden konnte, d. Zellen, aus denen sich der Endkolben zusammensetzt. e. Zelle, in welcher ein Theilstück des Nerven endigt.

Fig. 7. Stück der menschlichen Conjunctiva, schwache Vergrösserung; 14 Endkolben mit ihren Nerven. Osmiumsäure. Situationspräparat.

Beiträge zur Mikroskopie.

Von

G. Valentin.

IV. Einige Eigenthümlichkeiten der Doppelbrechung der Horngewebe und der Knochenmasse.

Die dichten Horngebilde und das Perlmutt liefern immer Polarisationsfiguren, die zweiachsigen doppelt brechenden Körpern mit einem Achsenwinkel von merklicher und sogar oft von bedeutender Grösse entsprechen. Die durch das Eintrocknen oder durch andere Einflüsse künstlich erzeugte Massenvertheilung kann ursprünglich einachsige Gebilde, wie die der Hornhaut, der Krystalllinse zweiachsig machen. Eine hinreichend starke Druckwirkung ist im Stande, einen eingetrockneten Linsenwürfel in einen zweiachsigen Körper vorübergehend oder dauernd zu verwandeln.

Die genauere Prüfung der dichten Horngewebe lehrt, dass hier Eigenthümlichkeiten vorkommen, die von einer unsymmetrischen Vertheilung der doppelt brechenden Elemente herrühren.

Untersucht man einen Querschliff des Hornes oder der Klaue des Ochsen in dem dunkeln Gesichtsfelde des Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskopes [1], so erhält man ein Bild, wie es im allgemeinen eine zweiachsige, senkrecht auf eine der beiden Mittellinien geschliffene Platte liefert. Steht die Polarlinie unter ± 45°, so bemerkt man zwei durch die Pole, d. h. die Durchschnittspuncte der beiden optischen Achsen und der beobachteten Fläche durchsetzende, sich nach aussen hin verbreiternde hyperbolische Büschel

1) Das gewöhnliche Mikroskop zeigt hier nur farbige Sprenkel und keine Polarisationsfigur.

und in weissem Lichte eine Reihe lemniscatenähnlicher breiter isochromatischer Ringe, deren Farben an einander zu grenzen pflegen. Diese Thatsache deutet schon an, dass die Masse an und für sich schwach doppelt bricht und nur die sehr schief durchgeleiteten Strahlen des Nörrenberg'schen, nicht aber die senkrechten oder wenig geneigten Strahlen des gewöhnlichen Mikroskopes genügende Polarisationsfiguren in dem mit einem grossen Achsenwinkel versehenen Horntheile geben.

Ich habe schon an einem anderen Orte [1]) bemerkt, dass man die zu Stalllaternen benutzten Hornplatten ohne Weiteres unter den Nörrenberg bringen kann, um die Hyperbeln mit den Cassini'schen Curven wahrzunehmen. Allein gerade solche Präparate zeigen in der Regel eine Eigenthümlichkeit, die man auch ausnahmsweise an anorganischen Platten mit unsymmetrischer Massenvertheilung bemerkt.

Die dunkeln Hyperbeln durchsetzen nicht das Gesichtsfeld, sondern meist nur den ersten Ring der Cassini'schen Curven oder gehen höchstens als lichte Schatten darüber hinaus. Andere Hornmassen liefern bisweilen etwas ähnliches.

Die Untersuchung in einfarbigem Lichte [2]) führt zur Erkenntniss einer zweiten Eigenthümlichkeit. Betrachtet man eine zweiachsige Platte mit symmetrischer Massenvertheilung in einfarbiger Beleuchtung der gelben Weingeist- oder Gasflamme oder auch nur eines Rubinglases, so sieht man eine weit grössere Zahl schwarzer Ringe, als man einfarbige in weissem Liche wahrgenommen hat. Diese Erscheinung kann sich nach zwei Seiten hin kund geben. Die neuen Ringe zeigen sich im Umkreise, z. B. bei dem Arragonit,

---

1) Henle's und Pfeuffer's Zeitschrift für rationelle Medicin. Dritte Reihe. Bd. XIV. S. 153. Die physikalische Untersuchung der Gewebe. Leipzig und Heidelberg 1867. 8. S. 283, 284.

2) Das gewöhnliche Verfahren, die Flamme durch Kochsalz gelb zu färben, hat den Nachtheil, dass das Decrepitiren häufig genug stört. Man vermeidet dieses, wenn man statt dessen Boraxpulver nimmt. Ich bediene mich auch noch einer andern Methode, die sich aber nur unter einer sogleich zu erwähnenden Vorsichtsmassregel bewährt. Ich setze in eine gewöhnliche Weingeistlampe einen Brenner mit langer, schwalbenschwanzförmiger Oeffnung und fülle jene mit Zink, verdünnter Schwefelsäure und Kochsalzlösung. Geht die Wasserstoffentwickelung nicht zu stürmisch vor sich, so hat man eine hinreichend helle Flamme, die nicht in störender Weise flackert.

dem Salpeter und überhaupt bei Körpern mit nicht sehr grossem Achsenwinkel. Man hat dasselbe auch z. B. bei Zuckerplatten, obgleich hier der Achsenwinkel ziemlich gross ist. Oder man sieht die beiden Pole von wenigen farbigen Ringen oder Ringbruchstücken in weissem Lichte umgeben. Das einfarbige Licht hingegen stellt die Cassini'schen Curven in aller Vollständigkeit her. Beispiele der Art geben Platten von chromsaurem Kali oder solche von Santonin.

Untersucht man eine der erwähnten Hornplatten in gelbem Lampenlichte oder auch nur durch ein Rubinglas, so bemerkt man in der Regel zwei, bisweilen auch bloss einen oder drei schwarze Curven ausser dem ersten Ringe. Sie liegen weit auseinander, ein neuer Beweis der schwachen Doppelbrechung, des nur langsam wachsenden Gangunterschiedes des ordentlichen und des ausserordentlichen Strahles.

Die Drehung des Präparates in seiner Ebene lässt eine andere Eigenthümlichkeit erkennen. Bringt man eine auf eine der beiden Mittellinien senkrecht geschliffene Platte eines Körpers von symmetrischer Massenvertheilung aus der Stellung von ± 45° in das Azimuth von 0°, 90°, 180° oder 270°, so treten die Hyperbeln zu einem der Theorie entsprechenden Kreuze zusammen, von dem ein Arm durch die beiden Pole geht und sich nach den Rändern des Gesichtsfeldes hin büschelförmig verbreitert. Auch der andere, auf jenem senkrecht stehende dehnt sich nach seinen beiden Enden hin aus. Wo beide zusammenstossen, erscheint häufig eine rautenförmige Schattenfigur in der Mitte der Cassini'schen Curven. Selbst die besten Hornpräparate geben dieses Bild nur unvollkommener. Zeigen sie auch lebhaft gefärbte isochromatische Ringe in weissem Lichte und vollständige Hyperbeln bei ± 45°, so gibt ihre Drehung um einen halben Rechten zunächst nur den einen der beiden Kreuzesarme und oft genug in beschränkter Ausdehnung. Der zweite Arm fehlt im Umkreise gänzlich und ist in der Mitte nur insofern angedeutet, als sich ein mehr oder minder dunkeler, rautenähnlicher Schattenfleck darstellt.

Gute Präparate von Rinderhorn von ungefähr $^1/_{10}$ Millimeter Dicke zeigen in weissem Lichte eine, wie schon erwähnt, ununterbrochene Reihe breiterer oder schmalerer gleichgefärbter Ringe. Haben wir die Polarlinie unter ± 45° eingestellt und gehen von einem der beiden Pole nach aussen, so sehen wir z. B. Gelb, Roth,

Blau und Grün in den kreisähnlichen Ringen. Die mittlere Rautenfigur enthält oft der Polarlinie entsprechend Gelb und senkrecht darauf Roth. Dann kommen nach aussen blaugrüne, grüne, rothe, grüne und wiederum rothe lemniscatenähnliche Curven. Diese Färbungen wechseln natürlich mit der Dicke der Platte und der Stärke der Doppelbrechung. Dreht man ein solches Präparat in seiner Ebene um $\pm$ 45°, so hat man wiederum Gelb, Roth, Blau und Grün in den kreisförmigen Ringen. Weiter nach aussen folgen aber Lemniscatenzüge mit Gelb, Roth, Grün, Gelb, Roth und Grün.

Dünne Schnitte von Schildpatt, halbirte Federn oder ganze Nägel des Menschen, die man in Kästchen mit Canadabalsam aufbewahrt, können noch zwei andere Arten von Farbenbildern liefern.

Ist die Platte sehr dünn oder die Doppelbrechung schwach, so sieht man nur glatte Farben, wie in Gyps- oder Glimmerblättchen, weil sich der interferirende Gangunterschied des ordentlichen und des ausserordentlichen Strahles nur sehr langsam mit der Vergrösserung des Augenpunktwinkels oder des Winkels, dessen einer Schenkel von der Achse des Mikroskopes und dessen anderer von der Linie gebildet wird, die wir von dem in der Achse liegenden Augenpunkte nach dem betrachteten Punkte ziehen, ändert. Man sieht daher nur eine einzige Farbe oder einige Farbenbezirke in der Gesammtausdehnung des Gesichtsfeldes.

Die gewöhnlichen Platten des Rinderhornes besitzen einen so grossen scheinbaren Achsenwinkel, dass er oft nahezu dem des unterschwefelsauren Natrons, des Topases (124° 22′) oder des chromsauren Kali [1]) gleichkommt, also 120° bis 125° beträgt [2]). Ihre Pole liegen daher häufig nahe dem Rande des Gesichtsfeldes. Es kommt sogar vor, dass sie ausserhalb desselben fallen. Man sieht dann bisweilen in dem weissem Lichte z. B. vier hyperbelähnliche ge-

---

1) Die Angabe (A. Beer, Einleitung in die höhere Optik. Braunschweig 1853. 8. S. 388), dass das chromsaure Kali einen Achsenwinkel von 49° 32′ habe, dürfte sehr zweifelhaft sein. Der Ergänzungswinkel zu 180° oder 130° 28′ ist wiederum zu gross.

2) Das von mir gebrauchte Nörrenberg'sche Polarisationsmikroskop besitzt einen senkrechten Kreisbogen, in dessen Mittelpunkt sich eine um ihre wagerechte Achse drehbare Pincette befindet, die das Präparat aufnimmt, ähnlich wie es Descloizeaux (Pogg. Ann. Bd. CXXVI. 1865. 8. S. 402. Taf. V. Fig. 1) beschrieben und abgebildet hat. Das Gesichtsfeld desselben umspannt ungefähr 130°.

färbte Bänder, die man aber nicht mit den ächten Hyperbeln verwechseln darf, die in Platten auftreten, welche parallel einer der beiden optischen Achsen geschnitten sind, und die in einzelnen Fischbeinpräparaten [1]) vorkommen. Die Curven bilden in unserem Falle blosse Bruchstücke der sehr breiten lemniscatenähnlichen Ringe. Man sieht etwas Aehnliches in unorganischen Platten, deren Pole ausserhalb des Gesichtsfeldes des Nörrenberg liegen, z. B. in einer solchen von unterschwefelsauerem Natron, die man in dem gelben Natriumlichte untersucht.

Solche Erscheinungen können es herbeiführen, dass ein Nagel oder eine Feder eine oder mehrere ausgedehnte Farbenfelder zeigt, in denen man die breiten Cassini'schen Curven noch erkennt oder nicht.

Man darf nicht glauben, dass alle Arten einer und derselben Hornmasse auch nur annähernd gleiche Achsenwinkel darbieten werden. Ich besitze Präparate von Rinder- und Kammmacherhorn, von denen viele mehr als 125° liefern, eines dagegen nur 115°. Sie geben natürlich die Hyperbeln und die lemniscatenähnlichen Curven. Ein Längenschnitt des Rinderhornes besitzt einen so kleinen Achsenwinkel, dass die beiden bei ± 45° der Polarlinie auftretenden hyperbolischen Büschel nur von gemeinschaftlichen ellipsenähnlichen Ringen umgeben werden, in denen Gelb, Roth, Blau, Grün, Gelb und Roth aufeinander folgen und deren Färbungen im Wesentlichen die gleichen bleiben und höchstens ihre Orte ändern, wenn man die Azimuthalstellung um ± 45° wechseln lässt. Das rothe Licht zeigt zwei ellipsenähnliche schwarze Ringe. Alle Einzelnheiten der Polarisationsfigur sind in weissem, wie in einfarbigem Lichte so scharf ausgesprochen, als in einer unorganischen Platte von regelmässigster Massenvertheilung. Wollte man auch annehmen, dass dieser Längsschnitt nicht auf der ersten, sondern auf der zweiten Mittellinie senkrecht steht und dass der grössere Achsenwinkel selbst 140° gleicht, so würde der kleinere Winkel der optischen Achsen 40° betragen. Die beschriebene Polarisationsgfiur würde selbst in diesem ungünstigsten Falle nicht auftreten können.

Die Theorie lehrt, dass sowohl die Cassini'schen Curven der auf die Mittellinie senkrechten Platten der zweiachsigen, als die Ringe der auf der optischen Achse senkrechten der einachsigen

1) Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe. S. 245.

doppeltbrechenden Körper in rothem Lichte weiter, als in blauem ausfallen [1]). Jene Farbenart wirkt also wie eine Ab- und diese wie eine Zunahme der Plattendicke oder der Stärke der Doppelbrechung. Man sieht die Wirkung an den Hornpräparaten, wenn man sie durch ein Doppelglas betrachtet, welches zur einen Hälfte aus einem Rubinglase und zur andern aus einem Kobaltglase besteht. Es beruhte aber auf einem Irrthume, wenn ein mathematischer Physiker angab, dass man die Zerstreuung der optischen Achsen nach einem solchen Versuche bestimmen könne.

Betrachte ich z. B. eine $^1/_{10}$ Mm. dicke Platte von Kammmacherhorn unter jener farbigen Doppelplatte, so erscheint die erste lemniscatenähnliche Curve des blauen Lichtes ungefähr um die Breite der des rothen weiter nach innen (gegen die Polarlinie hin) verschoben. Der erwähnte Längsschnitt mit kleinem Achsenwinkel und ellipsenähnlichen Curven zeigt den ersten Ring der rothen Beleuchtung zwischen dem ersten und dem dritten der blauen. Aehnliche, der Theorie entsprechende Ergebnisse werden an Hornplatten von schwächerer Doppelbrechung, an Präparaten von Nägeln oder Federn erhalten.

Eine der Vorschriften [2]), die Zerstreuung der optischen Achsen, wie sie z. B. in den rhombischen Krystallen vorkommt (also blosser Wechsel der Achsenpunkte für die verschiedenen Farben ohne Farbenzerstreuung der Elasticitätsachsen), zu erkennen, besteht darin, auf die Farbe zu achten, welche neben den Hyperbeln nach innen von den Polen bei der Einstellung der Polarlinie unter $\pm 45^0$ entstehen. Ist sie roth, so haben die violetten Strahlen einen kleineren Achsenwinkel, weil sie hier ausgelöscht werden und ihre Ergänzungsfarbe übrig bleibt. Dieses Erkenntnissmittel versagt aber schon häufig in Krystallplatten, die man in dem Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskope betrachtet, weil hier häufig die Umgebungen der Achsenpunktstücke der Hyperbeln farblos erscheinen, wenn sie auch solche in der Turmalinzange oder in der unmittelbaren Untersuchung zwischen zwei Nicols oder in parallelem Lichte zeigen.

---

1) Siehe z. B. K. W. Knochenhauer, Die Undulationstheorie des Lichtes. Berlin 1839. 4. S. 178 und 184, oder die elementare Herleitung in V. v. Lang Einleitung in die theoretische Physik. Braunschweig 1867. 8. S. 379—382. 384—386.

2) Lang a. a. O. S. 391. 392.

Die Einstellung unter 0° und 90°, wo die entgegengesetzten Beziehungen der Farben auftreten, führt bisweilen einen Schritt weiter, jedoch immer nur zu unvollkommeneren Anschauungen, als die Turmalinzange. Salpeter- oder Arragonitplatten können dieses erhärten. Da aber die Hornmassen nur gefärbte Sprenkel in parallelem Lichte liefern, ihre Polarisationsfiguren hingegen erst durch das schiefe des Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskopes kenntlich werden, so sind die meisten Präparate der Art für die erwähnte Bestimmungsweise der Zerstreuung der optischen Achsen unzugänglich. Ich habe aber schon an einem anderen Orte [1]) bemerkt, dass man auf einzelne Hornmassen stösst, für die es keinem Zweifel unterliegt, dass die blauen und die violetten Strahlen kleinere Achsenwinkel, als die rothen besitzen.

Die beiden optischen Achsen der Hornschuppen der Reptilien und der Fische kreuzen sich unter einem so kleinen Hauptwinkel, dass sie oft Polarisationsbilder liefern, die denen der einachsigen Platten nahe stehen. Eine einzige, weder zu dünne, noch zu dicke Schuppe eines unserer Flussfische genügt schon, dieses nachzuweisen. Untersucht man sie unter Canadabalsam in dem Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskope, so sieht man zwei schattige Hyperbeln, deren den Polen entsprechende Mitten am Weitesten aus einanderstehen, wenn z. B. die Azimuthallinie von $\pm$ 45° von der einen freien Seitenecke der Schuppe zur gegenüberliegenden Ecke der Ansatzbasis in dem dieser Beschreibung zum Grunde liegenden Präparate verläuft. Eine Drehung desselben um + 45° in seiner Ebene gibt ein dunkeles Kreuz, wie eine einachsige Platte.

Man kann hier dasselbe Mittel, dessen ich mich schon bei Gallertblättern mit Erfolg bediente, anwenden, um vollständigere Bilder zu erhalten. Legt man die nöthige Zahl von Schuppen zu einem Plattensatze in Canadabalsam übereinander, so erscheinen im Umkreise gleichgefärbte Ringe, die ellipsen- oder kreisähnliche Formen je nach der Grösse des kleinen Achsenwinkels darbieten. Sechs in übereinstimmenden Richtungen auf einander geschichtete grosse Karpfenschuppen gaben z. B. von innen nach aussen: Gelb, Roth und Blaugrün. Das Licht des Rubinglases zeigte nur einen einzigen dunkelen Ring. Hatte man das Präparat so eingestellt, dass sich die beiden Hyperbeln zu einem Kreuze vereinigten, so

1) Die physikalische Untersuchung der Gewebe. S. 290.

lieferte die Einschaltung eines $^1/_4$ Glimmerblättchens unter ± 45° dem negativen Charakter der Horngewebe entsprechend zwei Punkte, die der Richtung der Achsenebene des Glimmers parallel standen.

Dieses Verfahren der plattensatzähnlichen Aufschichtung kann auch die Hyperbeln und die Ringe in Schuppen der Reptilien und der Fische zum Vorschein bringen, wenn sie eine einzelne Schuppe ihrer grossen Dünne wegen nicht liefert. Es nützt vorzugsweise für die nicht sehr dicken Schuppen der Schlangen und der Eidechsen und lässt sich auch für die Hornschilder der Vogelfüsse mit Erfolg gebrauchen.

Als ich die Kreispolarisation der Gallert- oder der in den Fabriken sogenannten Hornplatten oder Hornglasplatten erläuterte, bemerkte ich schon beiläufig [1]), dass mir einzelne Präparate von Schuppen der Natter und von Schildern eines jungen Krokodils vorkamen, welche die Polarisationsebene nach rechts oder nach links drehten. Ich gebrauchte hierbei das zuerst von Airy [2]) theoretisch erläuterte Kennzeichen, dass das Mittelfeld des Polarisationskreuzes gelb wird und vier blaue Flecke an denjenigen Enden der Kreuzesarme, die von dem ersten isochromatischen Ringe begrenzt werden, auftreten, wenn man das analysirende Nicol nach derjenigen Seite um seine Längsachse dreht, nach welcher der untersuchte Körper die Polarisationsebene wendet. Die Erscheinung fehlt hingegen bei der Drehung des Nicols in entgegengesetzter Richtung.

Hat man ein grosses Nicol statt des gewöhnlichen Plattensatzes von Spiegelglas an dem Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskope als Polarisator angebracht, und dreht dieses statt des Analysators, so kehren sich die Wirkungen um. Das gelbe Mittelfeld und die blauen Endflächen zeigen sich hier, wenn man das polarisirende Nicol nach der der Plattendrehung entgegengesetzten Seite wendet. Diese Thatsache macht einen belehrenden Versuch möglich.

Wir wollen annehmen, wir hätten eine senkrecht auf die optische Achse geschliffene Quarzplatte, die dünn [3]) genug ist, um auch noch ein dunkeles Kreuz innerhalb des ersten Ringes in dem dunkelen Gesichtsfelde des Polarisationsmikroskopes zu zeigen. Sie

---

1) Henle und Pfeuffer's Zeitschrift. Dritte Reihe. Bd. XV. S. 205.

2) Airy in Pogg. Ann. Bd. XXIII. 1831. S. 213, 214.

3) Ueber die nöthige Dicke siehe Henle und Pfeuffer's Zeitschr. Dritte Reihe. Bd. XV. S. 201.

erweist sich als rechtsdrehend bei der Prüfung mit dem Analysator. Hat man nun diesen so weit nach rechts gewendet, dass sich das gelbe Mittelfeld und die blauen Endflecken mit grösstmöglicher Lebhaftigkeit zeigen, so werden sie zuerst blasser und machen hierauf dem schwarzen ununterbrochenen Kreuze und endlich einem bläulichen Mittelfelde Platz, so wie man den Polarisator langsam nach rechts dreht. Wendet man ihn hierauf nach links, so wiederholen sich die Erscheinungen in umgekehrter Ordnung. Man kann den Versuch an Plattensätzen von Hornglas sowohl, als an solchen von Fischschuppen mit demselben Erfolge anstellen.

Die Hornschuppen der Reptilien und der Fische zeigen die Drehungserscheinungen sehr häufig und zwar unter verschiedenen Bedingungen. Die Uebersichtstabelle, welche ich hinzufüge, liefert eine Reihe von Einzelbelegen. Alle Präparate bestanden aus Plattensätzen von Schuppen, die in Canadabalsum eingeschlossen waren. Gleichartig parallel will sagen, dass die Schuppen vollkommen gleichgerichtet übereinander lagen, also Grundlinie über Grundlinie und Rand über Rand. Entgegengesetzt parallel heisst, dass über der Grundlinie der ersten Schuppe die gegenüberliegende Endseite der zweiten, über dieser wiederum die Grundlinie der dritten u. s. w. lag. Rechtswinkelig gekreuzt drückt aus, dass sich z. B. die Grundlinie der ersten Schuppe wagerecht, und die des zweiten senkrecht u. s. f. befand. Sternförmig mit dem Winkel α bedeutet, dass sich die Grundlinien je zwei auf einander folgender Blätter unter dem Winkel α kreuzten.

Familie der Reptilien oder der Fische.	Gattung und Art.	Zahl der über-einander liegenden Schuppen.	Art der Uebereinanderlagerung.	Drehung der Polarisationsebene.	Nebenbemerkungen.
Loricaten.	Junger Alligator Lucius. (Kaiman.)	6	Rechtwinkelig gekreuzt.	Spurweise links.	Hyperbeln mit gelben, rothen und blaugrünen zusammenstossenden ellipsenähnlichen Ringen.
	Desgl.	6	Desgl.	Kaum merklich links.	Desgl.

Familie der Reptilien oder der Fische.	Gattung und Art.	Zahl der über-einander lie-genden Schuppen.	Art der Uebereinander-lagerung.	Drehung der Polarisa-tionsebene.	Nebenbe-merkungen.
Loricaten.	Desgl.	2	Desgl.	Vielleicht spurweise links.	Hyperbeln ohne Ringe.
	Desgl.	1	Desgl.	Nicht deutlich.	Blosse Hyperbeln.
Serpentes Eurystomi.	Tropidonotus. Coluber natrix. (Natter.)	Bauchschilder. 6	Rechtwinkelig gekreuzt.	Desgl.	Nur Hyperbeln.
	Desgl.	8	Gleichartig parallel.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	8	Desgl.	Vielleicht spurweise links.	Desgl.
	Desgl.	12	Entgegengesetzt parallel.	Spurweise links.	Desgl.
	Desgl.	12	Rechtwinkelig gekreuzt.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	16	Desgl.	Desgl.	Hyberbeln mit gelbröthlichen und blaugrünen, zusammenstossenden Ringen.
Malacopterygii abdominales.	Corregonus Maraena. (Maräne).	4	Gleichartig parallel.	Rechts.	Blosse Hyperbeln.
	Desgl.	6	Desgl.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	4	Entgegengesetzt parallel.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	4	Rechtwinkelig gekreuzt.	Desgl.	Desgl.

Familie der Reptilien oder der Fische.	Gattung und Art.	Zahl der über-einander liegenden Schuppen.	Art der Uebereinander-lagerung.	Drehung der Polarisationsebene.	Nebenbemerkungen.
Malacopterygii abdominales.	Desgl.	6	Desgl.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	6	Desgl.	Rechts, aber schwächer, als das vorige Präparat.	Desgl.
	Cyprinus carpio. (Karpfen).	1	Desgl.	Rechts.	Desgl.
	Desgl.	4	Gleichartig parallel.	Desgl.	Hyperbeln und gelbröthlicher Ring.
	Desgl.	6	Desgl.	Desgl.	Ebenso und noch ein blaugrüner Ring.
Malacopterygii jugulares.	Lepidolepsus tachyrhynchus.	4	Gleichartig parallel.	Nicht deutlich.	Schwache Hyberbeln.
Acanthopterygii Gobiacei.	Blennius Gallonagine. (Schleimfisch.)	4	Rechtwinkelig gekreuzt.	Links.	Blosse Hyperbeln.
Acanthopterygii Labrini.	Labrus turdus. (Lippfisch.)	1	Desgl.	Links.	Hyperbeln.
	Desgl.	2	Gleichartig parallel.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	2	Rechtwinkelig gekreuzt.	Spurweise links.	Desgl.
	Desgl.	2	Sternförmig unter 45 ° gekreuzt.	Nicht deutlich.	Desgl.
	Labrus liaeus.	2	Gleichartig parallel.	Links.	Desgl.
Acanthopterygii Sparini.	Spurus Keffrei.	4	Desgl.	Schwach links.	Desgl.

Familie der Reptilien oder der Fische.	Gattung und Art.	Zahl der über-einander lie-genden Schuppen.	Art der Ueberein-ander-Lagerung.	Drehung der Polarisa-tionsebene.	Nebenbe-merkungen.
Acantho-pterygii. Sparini.	Desgl.	4	Entgegen-gesetzt parallel.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	4	Sternförmig unter 45°	Nicht wahr-nehmbar.	Undeutliche Polari-sationsfigur.
	Desgl.	6	Gleichartig parallel.	Links.	Hyperbeln u. gelber Ring.
	Desgl.	6	Entgegen-gesetzt parallel.	Schwach links.	Hyperbeln.
Acantho-pterygii Percacei.	Mullus barbatus. (Meerbarbe.)	4	Gleichartig parallel.	Desgl.	Hyperbeln und gelbröth-licher und blaugrüner Ring.
	Desgl.	4	Recht-winkelig gekreuzt.	Nicht deutlich.	Unregel-mässige Hyperbeln.
	Desgl.	4	Sternförmig unter 45°.	Links.	Hyperbeln im innen blaugrüner und aussen gelber Ring.
Acantho-pterygii Sclero-pacei.	Scorpoena scropha. (Drachen-fisch.)	4	Gleichartig parallel.	Links.	Nur Hyberbeln.
	Desgl.	4	Entgegen-gesetzt parallel.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	4	Rechtwinke-lig gekreuzt.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	4	Sternförmig unter 45°.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	6	Gleichartig parallel.	Schwächer, als die vor-hergehenden Präparate links.	Desgl.

Familie der Reptilien oder der Fische.	Gattung und Art.	Zahl der über-einander lie-genden Schuppen.	Art der Ueber-einander Lagerung.	Drehung der Polarisa-tionsebene.	Nebenbe-merkungen.
Acantho-pterygii. Scombri-ni.	Scomber. (Makrele).	4	Gleichartig parallel.	Spurweise rechts(?)	Hyperbeln.
	Desgl.	4	Entgegenge-setzt parallel.	Links.	Desgl.
	Desgl.	4	Rechtwinke-lig gekreuzt.	Desgl.	Desgl.
	Desgl.	6	Entgegenge-setzt parallel.	Sehr schwach links.	Desgl.
Acantho-pterygii Mugiloides.	Mugil. cephalus. (Harder.)	4	Sternförmig unter 45°.	Links.	Desgl.

Diese und andere Beobachtungen, die ich an den verschiedensten Plattensätzen der Schuppen z. B. von Holocentrus marinus, Pomatomma telescopium und vorzugsweise von Labrax lupus anstellte, lehrten, dass oft schon eine einzige hinreichend dicke, aber nicht zu undurchsichtige Schuppe genügt, die kreispolarisirende Wirkung derselben nachzuweisen. Ist dieses nicht der Fall, so hilft es häufig, eine Anzahl derselben nach Art eines Plattensatzes übereinander zu legen. Es kommt dabei vor, dass die verschiedensten Verbindungsarten, die gleichzeitig, und die entgegengesetzten parallelen, die rechtwinkelig, und die sternförmig gekreuzten die Polarisationsebene nach der gleichen Seite drehen. Zwei andere Fälle können aber ebenfalls auftreten:

1. Die Uebereinander-Lagerung einer grösseren Zahl von Schuppen gibt einen kleineren Drehungswinkel, als die einer geringeren Menge derselben. Man hat also dann eine erniedrigende Ausgleichung, die wahrscheinlich aus entgegengesetzten Drehungsrichtungen der verschiedenen Schuppen hervorgeht, sei es dass die einzelnen parallel liegen und die inneren Structurverhältnisse den Unterschied bedingen, oder dass er aus den Ungleichheiten der Lage der einzelnen Schuppen hervorgeht.

2. Eine und dieselbe Fischart, ja das gleiche Thier kann rechts und links drehende Schuppen darbieten. Die Circularpolarisation und sogar alle eigenthümlichen Polarisationsfiguren des Quarzes lassen sich durch Glimmerbläschen, die man unter bestimmten

Kreuzungswinkeln über einander schichtet, künstlich erzeugen. Man darf vermuthen, dass die Drehung der Polarisationsebene der Schuppen und anderer Horngebilde aus ähnlichen Gründen hervorgeht. Die oben erwähnten Ausgleichungserscheinungen werden ein Mittel an die Hand geben, über den feineren Bau der Theile noch da Aufschluss zu erhalten, wo die Prüfung in gewöhnlichem Lichte nicht mehr ausreicht.

Man stösst auch auf Präparate des Rinderhornes, welche ihre kreispolarisirenden Eigenschaften sehr deutlich verrathen. Der oben erwähnte Längsschnitt der einen kleinen Achsenwinkel besitzt, zeigt die Merkmale einer starken Linksdrehung. Hat man ihn so eingestellt, dass die beiden Hyperbeln zu einem Kreuze verbunden sind, so sieht man einem intensiv gelben Mittelfleck und die blauen Endflecke, wenn man den Analysator nach links, nicht aber wenn man ihn nach rechts dreht.

Die Schuppen von Polypterus bischir (die ich der freundlichen Mittheilung von Herrn Prof. Aeby verdanke) mögen zunächst als Beispiel dienen, welche Erscheinungen die Knochenschuppen von Fischen in polarisirtem Lichte darbieten.

Ein Flächenschliff einer Bauchschuppe dieses Thieres zeigte eine gleichartige Platte von Knochenmasse, über welcher sich ein netzartiges Balkenwerk dahinzog. Jene enthielt zahlreiche mit vielen Strahlen versehene Knochenkörperchen, deren Längsachsen in den verschiedensten Richtungen dahin liefen. Sie wurden am deutlichsten, wenn man starke Vergrösserungen mit kurzen Focaldistanzen anwandte und alles Seitenlicht zwischen dem mikroskopischen Gegenstande und den Objectivlinsen abhielt.

Betrachtete man ein solches Präparat unter schwacher Vergrösserung, so erschienen die meisten unter + 45° eingestellten Strahlen des Balkenwerkes auf rothem Gypsgrunde erster Ordnung blau und die meisten der in — 45° stehenden gelb. Die gelbe Färbung war so matt, dass viele der (hohlen) unter einander anastomosirenden Bälkchen auf den ersten Blick nicht so lebhaft in die Augen fielen, wie die blauen. Die Grundmasse blieb häufig gelb bei allen Stellungsbeziehungen zu den beiden Polarisationsebenen der zwei Nicols. Die Richtung der Längsachse der Knochenkörperchen hatte nicht den geringsten Einfluss auf die Farbenerscheinungen.

Flächenschliffe der Schuppen von Lepidosteus zeigten eine mit vielen, Strahlen aussendenden, Knochenkörperchen versehene Grund-

masse und ein anastomosirendes hohles Balkenwerk, deren Hauptstrahlen vorzugsweise gerade und parallel verliefen. Mochten ausgedehnte Bezirke der Knochenmasse roth, blau oder gelb auf dem rothen Gypsgrunde erscheinen, so umfassten sie immer Knochenkörperchen von den verschiedensten Stellungsrichtungen.

Ich hebe die Einflusslosigkeit der Knochenkörperchen hervor, weil man in neuester Zeit den Versuch gemacht hat, sie mit dem optischen Charakter der Knochenmasse in Beziehung zu bringen.

Ebner[1]) schloss aus der Entwickelunsgeschichte des Knochengewebes, dass die Lage der Elasticitätsachsen der Grundmasse desselben von der der Knochenzellen abhängen muss, da die Knochenmasse von jenem aus gebildet wird[2]). Er folgert auch aus seinen vorzugsweise an dem Oberschenkelbeine des Frosches angestellten, und dann aber auf die Knochen der höheren Geschöpfe ausgedehnten Untersuchungen, dass die doppelt brechenden Elemente der Knochensubstanz positiv einachsig (oder höchstens zweiachsig mit kleinem Achsenwinkel) sei und ihre optischen Achsen den langen Durchmessern der Knochenkörperchen parallel stehen. Sein auf der Entwickelungsgeschichte fussender theoretischer Ausgangspunkt hat sich daher, wie Ebner[3]) selbst sich ausdrückt, auf das Glänzendste bestätigt. Da ich leider diese Ansicht nicht theilen kann, so erlaube ich mir, einige meiner Gegengründe anzudeuten.

Für die mit den Polarisationserscheinungen weniger vertrauten Mikroskopiker möge zuvörderst bemerkt werden, dass, wenn Ebner die Knochenmasse für positiv und ich sie für negativ ansehe, dieses nur von der von uns beiden verschieden angenommenen Lage der optischen Achse herrührt. Denken wir uns z. B., die Hauptebene, d. h. die Ebene, welche die optische Achsenrichtung enthält, stehe parallel der Ebene des Gesichtsfeldes des Mikroskopes (so dass die optische Achse, die durch einen gesehenen Punkt des doppeltbrechenden Körpers geht, in der Gesichtsfeldsebene selbst liegt) und der rothe Gypsgrund eines Blättchens von Violett erster Ordnung (Aequi-

---

1) V. v. Ebner, Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisirten Lichte. Sitzber. d. Wien. Ak. Bd. LXX. III. Abth. Juli-Heft. 1874. Ich citire nach dem mir von dem Verfasser gefälligst zugesandten Extraabzuge.

2) S. 2.

3) S. 36.

valentwerth: (565) steige durch die doppeltbrechende Platte zu Blau in dem Azimuthe + 45 und sinke zu Gelb in — 45° (wie es bei Knochenschliffen häufig der Fall ist), so wäre die Substanz positiv, wenn die Richtung der optischen Achse parallel + 45° und negativ, wenn sie — 45° dahin ginge. Es handelt sich also hier vor Allem um die Bestimmung der optischen Achsenrichtung. Ich möchte übrigens bei dieser Gelegenheit bemerken, dass zwei Arten von Gelb vorkommen können, das höhere (910) und das niedere (332).

Es ist hier nicht der Ort, den Beobachtungen und vorzugsweise den optischen Erläuterungen von Ebner Schritt für Schritt zu folgen. Obgleich mehr, als ein Schliff, von Knochen des Menschen und der Thiere, die eine sehr ausgesprochene Schichtung um die Havers'schen Canälchen zeigen und in denen die Längsachsen der Knochenkörperchen der Schichtung oder den Flächen der Knochenblätter entsprechend verlaufen, für meine Auffassungsweise spricht, so gehe ich hierauf der Kürze wegen nicht ein, sondern beschränke mich auf einige andere einfachere Punkte:

1. Ich hatte schon bemerkt [1]), dass ein dünner Querschliff des Oberschenkelbeines des Frosches drei verschiedene Lagen, eine äussere, eine mittlere und eine innerste, die sich oft in ihrem Verhalten zum polarisirten Lichte unterscheiden, darbietet. Ebner [2]) findet nun, dass sich der äussere grössere Theil eines solchen Knochenringes nie neutral gegenüber dem Gypsgrunde verhält. Er gibt in der Regel ein negatives Kreuz von geringerer Stärke der Farbenänderung. Ein schwach positives Kreuz kann aber ebenfalls vorkommen. Untersucht man dann einen Querschliff der letzteren Art unter einer 300 bis 400maligen Vergrösserung, so sieht man, dass die Scheiden (d. h. also die nächste Umgebung) der Knochenkörperchen verhältnissmässig positiv wirken, während die übrige Knochengrundmasse ganz neutral zu sein scheint. Die Scheiden hoben nach Ebner das Roth zu Blau, wenn die Längsachse der Knochenkörperchen und die Achsenebene des Gypses unter + 45° standen, und erniedrigten es zu Roth oder Orange, so wie jene unter — 45° eingestellt wurden. Die doppeltbrechenden Elemente seien also in den Scheiden anders, als in der Zwischenmasse orientirt.

---

1) Die Untersuchung der Pflanzen- und der Thiergewebe in polarisirtem Lichte. Leipzig 1861. 8. S. 256, 257.

2) a. a. O. S. 20.

Ich habe nicht bloss meine älteren Querschliffe des Oberschenkels des Frosches in Bezug auf diesen Punkt durchgesehen, sondern auch eine Anzahl neuer untersucht, ohne je ein Bild erhalten zu haben, das auf die oben angeführte Beschreibung passte. Die geringe Farbenänderung, die Ebner wahrnahm, zeigt, dass sein Querschliff sehr dünn war. Ich habe daher mein Augenmerk auf solche gerichtet und sie bald genau der Mitte des Knochens, bald höher oder tiefer entnommen. Ich untersuchte sie nicht bloss mittelst des empfindlichsten Gypsblättchens von Roth erster Ordnung (565), das ich besitze, sondern auch mittelst eines solchen von Blau zweiter Ordnung (664), eines sehr dünnen, Lavendelgrau zeigenden Glimmerblättchens (97) und zweier Bruvais'schen Platten, ohne auch nur je eine Spur von anderer Färbung der nächsten Umgebung der Knochenkörperchen und der übrigen, dazwischen liegenden Knochenmasse wahrnehmen zu können. Ich gebrauchte dabei das den Hartnack'schen oder den Seubert'schen (Gundlach'schen) Mikroskopen beigegebene polarisirende Nicol, jedoch immer nach Entfernung der darüberstehenden Amici'schen Planconvexlinse [1]), oder eine nur sehr schwach bräunliche Turmalinplatte als Polarisator, und ein gewöhnliches Nicol unter oder über dem Oculare eines Hartnack'schen Mikroskopes, ein Nachet'sches Nicol mit Schiefstellung, ein neueres mit Mohnöl von Hartnack und Prazmocki, ein Brewster'sches Prisma, die drei letzteren mit grösserem Gesichtsfelde oder das Seubert'sche Nicol-Ocular, wo also das Prisma zwischen der Ocular- und der Collectivlinse steht, als Analysator. Die Linearvergrösserungen, die ich ohne jedes positive Ergebniss anwandte, lagen zwischen $11\frac{1}{2}$ für 17 Centimeter und 620 für 23 Centimeter Sehweite. Ich wiederholte die Beobachtungen an allen noch zu erwähnenden Knochenpräparaten, ohne irgendwie glücklicher zu sein.

Ich will bei dieser Gelegenheit eine andere, die Knochenkörperchen betreffende Erscheinung angeben, welche minder geübte Mikroskopiker leicht verwirren könnte. Untersucht man bei rechtwinkelig gekreuzten Polarisationsebenen der beiden Nicols und ein-

1) Man muss natürlich den Brennpunkt von dieser in die Ebene des mikroskopischen Gegenstandes stellen, wenn er deutlich erscheinen soll. Bei den Untersuchungen in polarisirtem Lichte schadet ihr Gebrauch mehr, als er nützt.

geschaltetem Gypsblättchen von Roth erster Ordnung, so leuchten oft die mit keinen Schliffkörnchen, sondern mit Gasen oder eingedrungenen durchsichtigen Flüssigkeiten gefüllte Hohlräume der Knochenkörperchen (nicht aber deren Umgebungen) hellgelb. Dreht man das Präparat in seiner Ebene von + 45 nach — 45, so verschwindet die gelbe Färbung in vielen Hohlräumen oder sie wird blasser. Hält man das auf das mikroskopische Präparat auffallende Licht durch eine Papprühre oder auch nur mit den Händen ab, so verschwindet das gelbe Leuchten, wenn es vorher auch noch so stark war. Die Erscheinung rührt also von dem zurückgeworfenen und nicht von dem durchgehenden (polarisirten) Lichte her. Sie hängt auch nicht von den Wirkungen des Polarisationsmikroskopes ab. Man sieht sie z. B., wenn man das analysirende Nicol entfernt und das polarisirende durch eine schwach braun gefärbte Turmalinplatte oder auch nur durch ein Rubinglas ersetzt. Nimmt man ein gutes Kobaltglas, so führt der Gegensatz des blauen Grundes und der lebhaft gelben Knochenkörperchen zu einem sehr schönen Bilde.

2. Dünne Knochenblätter zeigen schon die Verhältnisse ihres Baues, also auch die ihrer Knochenkörperchen ohne weitere Vorbereitung. Ich nehme z. B. eine dünne oberflächliche Lamelle des Scheitelbeines eines Sperlings, die mit dem Messer losgeschnitten, nicht aber geschliffen worden und lege sie in Glycerin oder in Canadabalsam. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass die Längsachsen der meistens spindelförmigen, mit durchsichtigen Hohlräumen versehenen Knochenkörperchen in den verschiedensten Richtungen verlaufen. Diese Mannigfaltigkeit der Stellungen findet sich sowohl in denjenigen Knochenkörperchen, welche ungefähr in der gleichen wagerechten Ebene liegen, als in denen, die mannigfachen Höhen angehören.

Untersuche ich das Präparat auf dem rothen Gypsgrunde unter einer Vergrösserung von $11^1/_2$mal im Durchmesser, so sehe ich z. B. eine Anzahl rothvioletter und stark gelber Flecke. Ich wähle die am meisten gelb gefärbte Stelle, die zufällig zugleich die dünnste des Präparates ist. Obgleich hier die Längsachsen der spindelförmigen Knochenkörperchen in den verschiedensten Richtungen liegen, also die mannigfachsten Winkel zwischen + 90° und — 90° bilden, so erscheint doch die gesammte zwischen ihnen befindliche Masse gleichförmig gelb. Von Scheiden der Knochenkörperchen, die anders gefärbt wären, lässt sich keine Spur wahrnehmen. Das Gleiche

wiederholt sich für andere Bezirke, die gleichförmig blauviolett oder violettroth erscheinen.

Hinge der optische Charakter der Knochenmasse von den Knochenkörperchen ab, so müsste z. B. die Umgebung eines höheren Körperchens, dessen Längsachse unter + 45° steht, blau oder blauviolett und das eines tieferen, das sich unter ihm unter — 45° befindet, gelb erscheinen. Man würde also in dem diesen beiden Knochenkörperchen entsprechenden Bezirke bei Linsen von schwächerer Vergrösserung, die mehr in die Tiefe zeigen, eine Mischfarbe und bei solchen, die stärker vergrössern, Blauviolett bei höherer Einstellung und Gelb bei tieferer sehen. Dieses findet nicht Statt. Kommt es bei einem dickeren Knochenpräparate vor, dass eine höhere Lage eine andere Farbenänderung des Gypsgrundes hervorruft, als eine tiefere, dass daher ein sehr farbenscharfes Auge, wie das meinige, eine Mischfarbe bemerkt, so erstreckt sich dieses auf Bezirke, die eine Anzahl von Knochenkörperchen umfassen und in keinem sichtlichen Zusammenhange mit der Lagerung derselben stehen.

3. Wir wollen die Sache von einer anderen Seite betrachten. Das Cäment der Zähne ist aus Knochenmasse gebildet. Ich nehme den Querschliff eines Backzahnes des Pferdes. Das Cäment ist hier ausserordentlich entwickelt und enthält zahlreiche Havers'sche Kanälchen. Ich suche eine Stelle, an welcher ein grosser Theil der Knochenkörperchen spindelförmige Formen zeigt und stelle deren Längsachse unter + 45° ein. Eine nicht geringe Menge zwischen ihnen liegender besitzen rundliche oder länglich runde, meist nicht ganz regelmässig begrenzte Durchschnittsformen. Sie sind also unter einander verschieden orientirt und jedenfalls anders, als die spindelförmigen gelagert. Ausgedehnte Strecken des Präparates, welche viele spindelförmige, rundliche oder länglichrunde Bilder der Knochenkörperchen umfassen, erscheinen dessen ungeachtet gleichförmig gelb, blau oder rothorange. Von eigenthümlich gefärbten Scheiden der Knochenkörperchen ist keine Spur vorhanden. Längsschliffe eines solchen Backzahnes führen zu demselben Hauptergebnisse.

4. Kehren wir zu Knochenschuppern zurück, so zeigen die Strahlen der Bauchflosse von Polypterus bischir ein verschiedenes Verhalten, je nach dem Zustande der Entwickelung ihrer Knochentheile. Man sieht in ihnen unter schwacher Vergrösserung gesonderte, parallelepipedische Stücke, die den unter + 45° erzeugten

rothen Gypsgrund blau färben, wenn ihre längere Achse unter + 45°, und gelb, so wie sie unter — 45° steht. Sie geben den rothen Gypsgrund ziemlich unverändert bei 0° und 90° wieder. Man hat also eine zur längeren Achse positive Wirkungsart. Einzelne Stellen mancher Präparate können auch ein hiervon abweichendes Verhalten darbieten.

Untersucht man unter stärkeren Vergrösserungen, so sieht man, dass viele dieser Parallelepipede weder Balkennetze, noch Knochenkörperchen enthalten, wie man dieses ungefähr auch in der Schwanzflosse kleinerer Exemplare des Stichlinges (Gasterosteus aculeatus) bemerkt. Andere zeigen ausserdem ein knöchernes Netzwerk ohne Knochenkörperchen. Ein solches z. B. war bei — 45° überall gelb und erschien schon vor und bei 0° überall blau und bei + 45 etwas stärker blau.

Die Knochenkörperchen, die man wiederum am Besten unter starken Vergrösserungen mit Linsen von kurzer Brennweite untersucht, liefern die eigenthümlichsten Erscheinungen. Ein jedes derselben hat eine rundliche, eine längliche oder eine spindelförmige Gestalt. Es besitzt einen durchsichtigen farblosen Hohlraum und sendet Strahlen allseitig aus. Man findet Parallelepipede, die nur ein einziges Knochenkörperchen enthalten, andere, in denen zwei oder sonst eine geringe Zahl und noch andere, die mehr als 15 vorkommen. Ich suche mir ein Parallelipipedon, das ein einziges spindelförmiges Knochenkörperchen zeigt und dessen Längsachse ungefähr einer Querachse der ganzen Knochenmasse entspricht, orientire jene unter — 45° und daher die Längsachse von dieser unter + 45°. Alles erscheint blau. Es zeigt sich keine Spur einer gelben Umgebung des Knochenkörperchens. Ich betrachte hierauf ein Parallelepipedon, das mehr als 15 Knochenkörperchen erkennen lässt. Ihre Längsachsen sind nach den verschiedensten Richtungen gestellt. Alles erscheint dessen ungeachtet blau, wenn die Längsachse des Parallelepipedon unter + 45°, und gelb, wenn sie unter — 45° steht, man möge schwache oder starke Vergrösserungen anwenden.

Wie kann unter diesen Verhältnissen der optische Charakter der Knochenmasse von der Stellungsweise der Knochenkörperchen abhängen [1])?

1) Ich muss mir auch einige Bemerkungen gegen die geschichtliche Darstellung von Ebner erlauben:

Ich möchte noch auf eine Präparationsweise von Hartgebilden aufmerksam machen, die sich oft mit Nutzen gebrauchen lässt und

---

Als ich das Verfahren von Biot, die Richtung der optischen Achse durch Drehung der Platte zu bestimmen, auf die Gewebe der Pflanzen und der Thiere anwandte, fing ich natürlich damit an, diesen Stellungswechsel von freier Hand vorzunehmen. Ich mache dieses heute noch, wenn es nicht auf die Entscheidung feinerer Verhältnisse ankommt. Allein selbst der Gebrauch vorzüglicher orthoskopischer Oculare von Kellner belehrte mich bald, dass man nur dann spurweise, durch die Drehung erzeugte Farbenänderungen mit Sicherheit verfolgen kann, wenn die Drehungsachse die Mikroskopachse senkrecht schneidet, wenn sie also den Mittelpunkt des Gesichtsfeldes durchsetzt. Ich liess mir daher ein Präcisionsinstrument in dem in der: Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe S. 166 beschriebenen und abgebildeten Drehtische anfertigen. Die Centrirung, welche diese Vorrichtung gestattete, musste aus doppeltem Grunde vorhanden sein. Sie war nöthig, um den Punkt, auf dessen Nachbarschaft es vor Allem bei dem Farbenwechsel ankam, mit dem Mittelpunkte des kreisförmigen Gesichtsfeldes, welches durch zwei einander schneidende Durchmesser eines Glases oder zwei gekreuzte Platin- oder Spinnwebfäden des Oculars angezeigt wird, zusammenfallen zu lassen. Hat man eine bestimmte Richtungslinie des Präparates unter + 45° geprüft, so wird man das Ergebniss der Untersuchung unter — 45° zu bestätigen suchen. Die Centrirung ist daher noch für die Azimuthaldrehung nothwendig. Sie wurde auch später von selbst von Hartnack in einem anderen, für mich angefertigten Drehtische hergestellt, da ein solches Präcisionsinstrument ohne Centrirung unvollkommen wäre. Als daher nachher andere Mikroskopiker einen Drehtisch beschrieben, der auf die Centrirung keine Rücksicht nahm, kam mir eine solche Vorrichtung überflüssig vor, weil der freie Gebrauch der Hände kürzer und bequemer ist, so wie man auf die Feinheit des Verfahrens verzichtet.

Was macht nun Ebner daraus? Er sagt S. 9 bei der Beschreibung seiner Vorrichtung wörtlich: »Eine besondere Einrichtung musste noch getroffen werden, um eine Centrirung des zu beobachtenden Punktes (soll heissen: der zu beobachtenden unmittelbaren Nachbarschaft des centrirten Punktes) für die Drehungen um die Horizontalaxe zu ermöglichen«, tadelt mich aber S. 10, dass ich ein so grosses Gewicht auf die Centrirung lege. Ferner soll diese in meiner Vorrichtung nur für Azimuthaldrehungen, nicht aber für die Drehung um die Horizontalachse eine Bedeutung haben. Darauf folgt eine rein willkürliche Rechnung, dass das Präparat mehr als 2 Millimeter über der Drehungsaxe liege und daher nach einer Wendung von $20^1/_2$ Graden um diese aus dem Gesichtsfelde herausgehe — was ich wahrscheinlich nicht bemerkt hätte. Die unter Fig. 60 meiner Schrift gegebene Abbildung, in der man die zwischen *hn* liegende, zur Aufnahme der Präparate bestimmte

die ich auch auf die Knochen des Frosches und des Menschen angewendet habe. Man sucht die Schliffe solcher Theile möglichst planplan zu machen, hat also überall nahezu die gleiche Dicke. Ich nehme nun auch für das polarisirte Licht keilförmige oder prismatische Präparate, deren grösste Dicke eben noch Durchsichtigkeit genug gibt, um die Aenderung des Gypsgrundes wahrzunehmen. Hat man z. B. einen Querschliff der Art, so zeigt der dünnste Theil die schwächste und der dickste die stärkste Farbenänderung. Man erspart sich auf diese Art das Drehen um die entsprechende Achse. Die Präparate von Knochen z. B. gestatten eine grösste Dicke, welche die Verlängerung der Wege des ordentlichen und des ausserordentlichen durch Drehung merklich übertrifft. Kennt man den Werth der grössten Dicke und den der Länge eines prismatischen Schliffes, so lässt sich die Dicke einer jeden anderen Stelle berechnen [1]). Der Beobachter kann auf diese Art nachsehen, wel-

---

Vertiefung deutlich erkennt und die zwischen *npq* befindlichen Theile zeigen, dass die Vorwürfe von Ebner auf Missverständnissen beruhen. Die Drehungsachse des damaligen Drehtisches fiel in das Niveau des eingelegten dünnen Gläschens, auf dem sich das Präparat befand. Dieses lag also nur einen kleinen Bruchtheil eines Millimeters höher.

Ich habe übrigens später die Vorrichtung vielseitiger gemacht. Das mit *p* in meiner Figur bezeichnete Stück geht jetzt vorn knieförmig herab. Erst dieser Knietheil nimmt die Drehungsachse auf, die hierdurch etwas höher, als die Scheibe (*hikl* Fig. 60 meiner Schrift) zu stehen kommt. Diese hat oben keine grössere Vertiefung. Legt man auf sie das Präparat, das sich auf keinem zu dicken Deckgläschen befindet, so fällt eine bestimmte Richtung von jenem mit der der Drehungsachse zusammen. Drehte man die Scheibe um, so hat sie unten eine stärkere Vertiefung, um auch hier unter ähnlichen Nebenbedingungen drehen zu können, nachdem man die Oeffnung an der Oberseite mit einem angekitteten Glase wasserdicht geschlossen hat.

Vergleicht man meine S. 256—261 des genannten Werkes gegebene, immer zurückhaltende und selbst S. 261 vor Irrthümern warnende Darstellung der Verhältnisse des optischen Charakters der Knochen mit der zuversichtlichen von Ebner (S. 26. 35), so wird man finden, dass ich auch in dieser Hinsicht manches zu sagen hätte.

1) Nennen wir a die Gesammtlänge des Präparates, b seine grösste Dicke und c die Entfernung des betrachteten Punktes von der Prismenkante, so hat man für die zu diesem gehörende Dicke d die Gleichung:

$$d = \frac{bc}{a}.$$

cher Dickenunterschied nöthig ist, damit eine andere den Newton'schen Ringen entsprechende Färbung für sein Auge kenntlich werde, eine Thatsache, die, wie ich an einem anderen Orte zu erläutern gedenke, eine Reihe nicht unwichtiger physiologischer Untersuchungen möglich macht, wenn man das Verfahren auf Weichgebilde, wie die Nerven oder die verkürzbaren Gewebe, mittelst passender Nebenvorrichtungen ausdehnt.

Die hier dargestellten Untersuchungen ergeben:

1. Die gewöhnlichen Platten des Rinds- oder des Kammmacherhornes, deren Polarisationsfiguren mit denen einer zweiachsigen, senkrecht auf eine der beiden Mittellinien geschnittenen Platte übereinstimmen, besitzen in der Regel einen sehr grossen scheinbaren (und wirklichen) Achsenwinkel, der nicht selten 120° bis 125° und selbst etwas mehr beträgt. Man findet nur ausnahmsweise an Längsschnitten einen so kleinen Achsenwinkel, dass bloss ellipsenähnliche Ringe, statt der lemniscatenähnlichen und statt der vollständigen Cassini'schen Curven überhaupt auftreten.

2. Andere dichte Horngewebe, wie die Nägel des Menschen, die Federkiele, Platten von Schildpatt können einen noch grösseren Achsenwinkel (der Schätzung nach bis 135°) darbieten.

3. Die schwache Doppelbrechung der unter No. 2 genannten Gewebe hat zur Folge, dass sich die Farben sehr langsam ändern, wenn man von der Polarlinie nach dem Umkreise des Gesichtsfeldes des Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskopes fortschreitet. Man erhält daher grössere Bezirke von scheinbar gleichartiger Färbung nach demselben Grundsatze, der auch die Entstehung glatter Farben in sehr dünnen Krystallblättchen erklärt.

4. Die zweiachsigen Polarisationsfiguren des Hornes erscheinen in der Regel unvollkommener, als die von senkrecht auf die (erste) Mittellinie geschnittenen Krystallplatten, die mit keinen von dem Krystallbaue unabhängigen inneren Spannungen versehen sind. Das Ganze hat bisweilen ein geblättertes Aussehen. Die hyperbolischen

---

Ist aber φ der Winkel, welcher die zweite Prismenfläche mit der ersten an der Prismenkante bildet, so hat man auch

$$\frac{b}{a} = \operatorname{tg}\varphi,$$

wodurch man φ ein für alle Mal bestimmen kann; folglich

$$d = \operatorname{ctg}\varphi.$$

schwarzen Büschel, die oft auffallend wenig gekrümmt sind, reichen meist nur bis zu dem ersten Ringe oder selbst nicht so weit. Das Bild weicht zugleich von dem ab, das eine zweiachsige senkrecht auf die Mittellinie geschnittene Platte in circularpolarisirtem Lichte gibt, wenn also nur ein einziges $^1/_4$ Glimmerblättchen oder noch ein zweites unter ± 45° eingeschaltet worden. Die Figuren endlich, welche die Einstellung der Hornmasse unter ± 45° liefert, sind oft vollkommener, als die unter anderen Azimuthen.

5. Es gibt einzelne Präparate des Rinderhornes, die einen Rückschluss auf die Zerstreuung der optischen Achsen gestatten. Die blauen (und violetten Strahlen) besassen dann einen kleineren (scheinbaren) Achsenwinkel, als die rothen in den von mir untersuchten Exemplaren. Dieses scheint nicht von einer merklichen Zerstreuung der Elasticitätsachsen herzurühren. Die beiden optischen Achsen lagen also nahezu in derselben Ebene. Die der verschiedenen Farben durchkreuzten sich aber unter verschiedenen Winkeln. Man hatte mit einem Worte dasselbe, was z. B. in rhombischen Krystallen vorkommt, und nicht einen der vielfachen verwickelteren Fälle des monoklinischen Systemes.

6. Die Hornschuppen der Fische und der Reptilien besitzen im Allgemeinen einen kleinen Achsenwinkel. Eine einzige Schuppe, die weder zu dünn, noch ihrer allzu grossen Dicke wegen zu undurchsichtig ist, zeigt die schattigen Hyperbeln, deren den Polen (den Durchschnitten der optischen Achsen mit der betrachteten Plattenebene) ensprechenden Halbirungspunkte gegenseitig am Weitesten abstehen, wenn die Polarlinie unter ± 45° gelagert ist. Die Hyperbeln vereinigen sich zu einer Kreuzfigur bei 0° oder ± 90°. Man hat daher hierin ein Mittel, die Lage der Polarlinie einer Schuppe durch eine Azimuthaldrehung zu bestimmen.

7. Legt man eine Anzahl von Schuppen plattensatzartig über einander, so erhält man ausserdem noch häufig eine grössere oder geringere Menge lebhaft gefärbter, isochromatischer Ringe.

8. Die Schuppen sowohl, als einzelne Präparate anderer Horngewebe, z. B. des Rinderhornes besitzen die Fähigkeit, die Polarisationsebene zu drehen. Sie gehören also zu der geringen Zahl fester Körper, die, wie z. B. der Quarz oder der Zinnober unter den anorganischen, das schwefelsauere Strychnin, die Gallertplatten und ausnahmsweise einzelne Präparate getrockneter Krystalllinsen

unter den organischen Massen, das linear polarisirte Licht in elliptisch oder in circular polarisirtes verwandeln.

9. Die verschiedene Art der plattensatzähnlichen Uebereinanderlagerung der Schuppen, die gleichartig oder entgegengesetzt parallele, die rechtwinkelig oder die sternförmig gekreuzte (siehe oben S. 669) ändert in vielen Fällen die ursprüngliche Drehungsrichtung nicht. Man stösst aber auch auf Interferenzwirkungen in einzelnen Fällen. Sie können sich auf zweierlei Weise verrathen. Ein Plattensatz, der aus einer grösseren Anzahl von Schuppen besteht, liefert einen kleineren Drehungswinkel, als einer, der aus einer geringeren Menge zusammengesetzt ist, so dass sich Rechts- und Linksdrehung nur vermindernd ausgleichen, oder eine bestimmte Zahl von Schuppen wendet nach rechts und eine grössere oder eine kleinere stärker nach links, so dass die Vermehrung der Zahl derselben die Drehungsrichtung umkehrt und daher die Ausgleichung durch den Nullpunkt geht.

10. Der Hauptgrund, wo nicht die einzige Ursache der Circularpolarisation der Horngewebe liegt in ihrer Schichtung. Man kann alle eigenthümlichen Erscheinungen der Quarzplatten, die Circularpolarisation in der Nachbarschaft der Achse und die elliptische weiter nach aussen, sowie den Mangel der Kreuzfigur innerhalb des ersten Ringes einer auf die optische Achse senkrecht geschliffenen Platte und die Airy'schen Spiralen bei der Verbindung eines rechts- und eines linksdrehenden Schliffes, durch eine passende gekreuzte Verbindung einer Anzahl zweiachsiger Glimmerblättchen hervorbringen. Es lässt sich vermuthen, dass die Circularpolarisation der Horngewebe aus der Uebereinanderlagerung der einzelnen Schichten von Hornblättern in verschiedenen Richtungen in ähnlicher Weise erzeugt wird, obgleich sich noch die zweiachsige Polarisationsfigur erhält. Eine unvollkommenere Schichtung der Glimmerblättchen gibt auch nur elliptisch oder kreisförmig polarisirtes Licht neben Hyperbeln und Cassini'schen Curven, welche noch das Verharren bei der zweiachsigen Beschaffenheit anzeigen. Die genauere Verfolgung der Art und der Grösse der Drehung der Polarisationsebene wird wahrscheinlich nähere Aufschlüsse über feinere, in gewöhnlichem Lichte nicht vollständig erkennbare Verhältnisse des Baues der Horngewebe liefern können.

11. Es rührt von der an und für sich geringen Doppelbrechung der Hornsubstanz her, dass die dunkelen Interferenzcurven ihrer

Polarisationsfiguren, die man in einfarbigem Lichte sieht, viel weiter aus einander liegen, als in den stärker doppeltbrechenden Krystallplatten. Da die äussersten der in dem weissen Lichte auftretenden farbigen Cassini'schen Curven bis an den Rand des Gesichtsfeldes des Nörrenberg'schen Polarisationsmikroskopes in den Präparaten des Rinderhornes zu reichen pflegen, so vermehrt sich dann auch nicht die Anzahl der Ringe, wenn man die Untersuchung in dem einfarbigen gelben Lichte oder mit Hilfe eines Rubinglases anstellt, wie in den Platten ein- oder zweiachsiger Krystalle aus der anorganischen Welt oder krystallinischer organischer Massen z. B. des Zuckers.

12. Die Knochenschuppen von Polypterus und Lepidosteus brechen das Licht doppelt, wie andere Knochenmassen. Das gelbe Leuchten der Hohlräume (nicht aber der Umgebungen) der Knochenkörperchen auf dem rothen Gypsgrunde des Polarisitationsmikroskopes, das auch an Knochenschliffen des Menschen und der Wirbelthiere vorkommen kann, rührt von zurückgeworfenem und nicht von durchgehendem Lichte her. Es schwindet daher, so wie man eine undurchsichtige Röhre zwischen dem mikroskopischen Gegenstande und den Objectivlinsen anbringt oder auch nur das Seitenlicht mit den Händen abhält. Man erzeugt es am schönsten durch die Einschaltung eines Kobaltglases ohne alle Polarisationsvorrichtung.

13. Der rothe Gypsgrund zeigte in keinem Falle, dass die Scheiden, d. h. die nächste Umgebung der Knochenkörperchen eine andere Farbenänderung, als die zwischen ihnen liegenden Theile des Gypsgrundes hervorrufen, ich mochte Quer- oder Längsschliffe, schiefe Schnitte oder Keile des Oberschenkelbeines oder des Schienbeines des Frosches, Knochenschliffe der anderen Wirbelthiere oder des Menschen, Knochenblätter, die schon ohne Weiteres durchsichtig genug für die mikroskopische Untersuchung sind, die Cämentmasse des Backzahnes des Pferdes, die Knochenschuppen von Polypterus oder Lepidosteus oder die Flossenstrahlen jenes Fisches untersuchen.

14. Alle diese Theile zeigen grössere oder kleinere Bezirke gleichartiger Farbenänderung des Gypsgrundes, die Längsachsen der spindelförmigen Knochenkörperchen seien, wie sie wollen, gelagert. Die Stellung wechselt meistentheils in benachbarten Körperchen, wenn diese nicht zwischen den auffallend geschichteten Knochenblättern liegen. Da dessen ungeachtet einfache Färbungen

oder Mischfarben ausgedehnter Bezirke, welche einer grösseren Summe verschieden gestellter Knochenkörperchen entsprechen, ausnahmslos vorkommen, so kann der optische Charakter der Knochenmasse nicht davon abhängen, wie die Längsachse der Knochenkörperchen gelagert ist. Es gibt überdiess Beispiele genug, in denen mikroskopische Knochenmassen, welche kein einziges Knochenkörperchen enthalten, nichts desto weniger den rothen Gypsgrund gleich anderen Knochentheilen ändern. Die oben beschriebenen Knochenstrahlen von Polypterus bischir, in deren Parallelepipeden die Zahl der Knochenkörperchen von Eins bis über Fünfzehn wechseln kann, eigenen sich gut, die Einflusslosigkeit der Knochenkörperchen auf den optischen Charakter der Knochenmasse in einem einzigen Präparate anschaulich zu machen.

An die Redaction des »Archivs f. mikrosk. Anatomie«.

Ich erhalte von Herrn Professor Dr. Hensen folgende Zuschrift:

»Sie bezeichnen, Herr College, in Ihrer Arbeit über die Gehörorgane der Heuschrecken (dieses Arch. Bd. 11) einige meiner Abbildungen, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XVI, als sehr schematisch gehaltene. Meine Zeichnungen sind jedoch, soweit Nichts anderes bemerkt worden ist, möglichst genaue Copieen meiner Präparate. Ich bin daher überzeugt, dass Sie bei genauer Erwägung noch andre Erklärungen als die genannte für die Unterschiede unserer betreffenden Darstellungen finden werden; und da ich es für verwerflich halten würde, wenn jene stillschweigend als naturgetreu hingestellten Abbildungen wirklich schematische wären, würde ich für eine Notiz darüber Ihnen Dank wissen«.

Die beste Notiz meinerseits scheint mir die Veröffentlichung der obigen Zeilen zu sein mit der Erklärung, dass ich durch die Bezeichnung »schematisch« meinem Herrn Collegen in keiner Weise habe zu nahe treten wollen.

Strassburg, den 24. April 1875.

Oscar Schmidt.

Druck von Carl Georgi in Bonn.

Fig. 7

Fig. 16.

Fig. 1

Fig. 4

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 6

Fig. 11

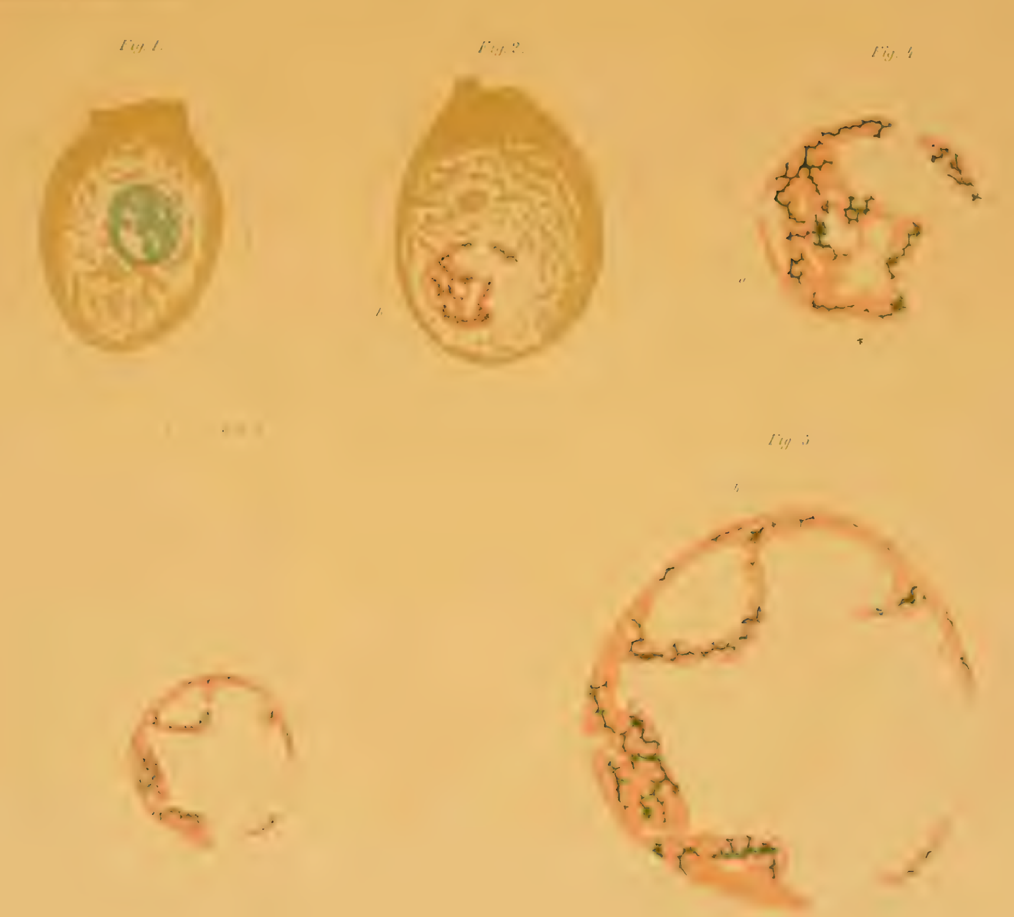
Fig. 12.

Fig. 14








Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 4
Fig. 5




Taf. IV.
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 11




Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 4.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 15.
Fig. 17.
Fig. 16.
Fig. 14.
Fig. 19.
Fig. 8.
Fig. 5.
Fig. 7.
Fig. 21
Fig. 18.
Fig. 3.
Fig. 6.
Fig. 20.
Fig. 22
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.



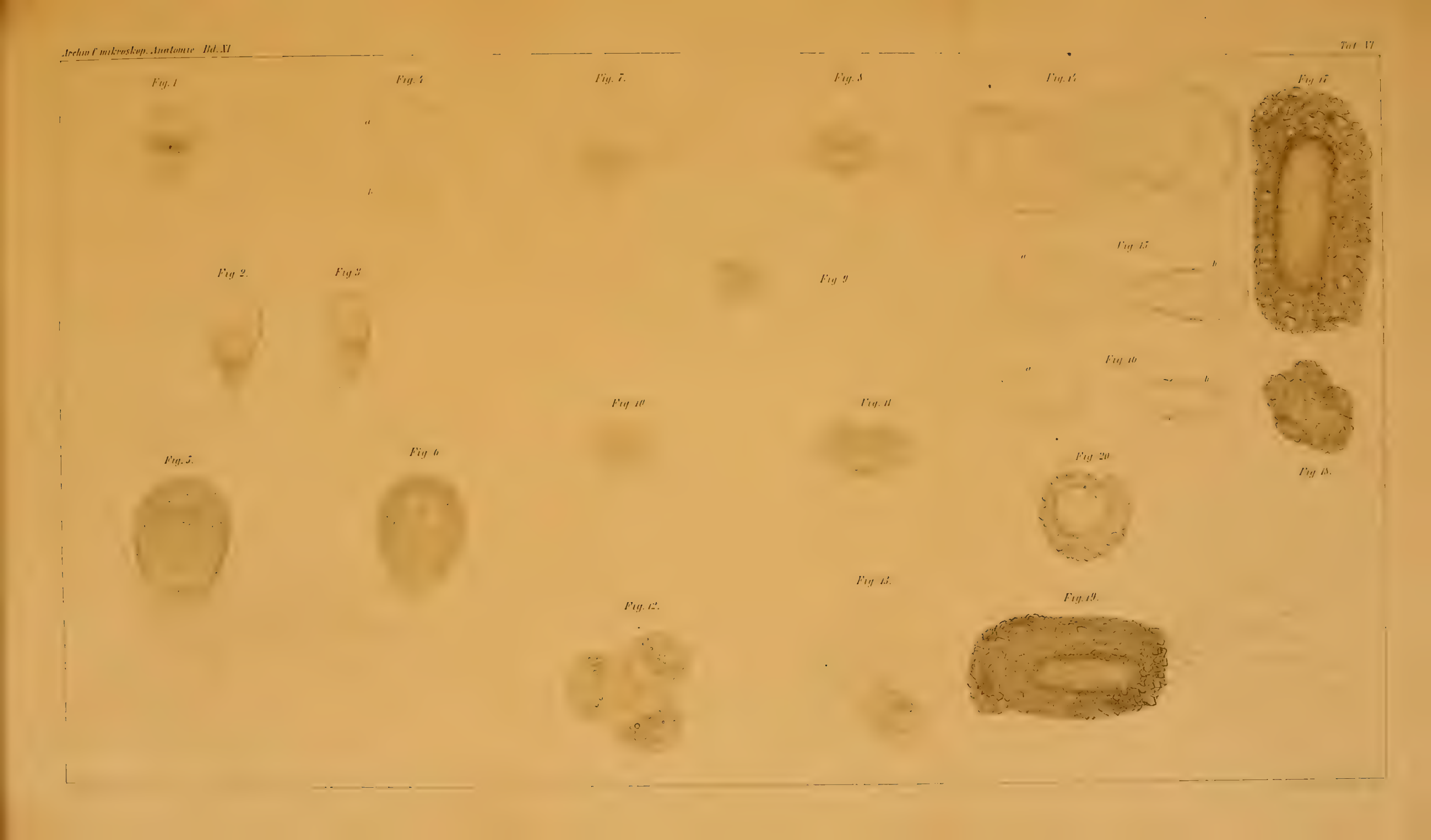

Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6
Fig. 7.
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10
Fig. 11
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20
a
b




Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
a
b
Fig. 11.
a
b
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.

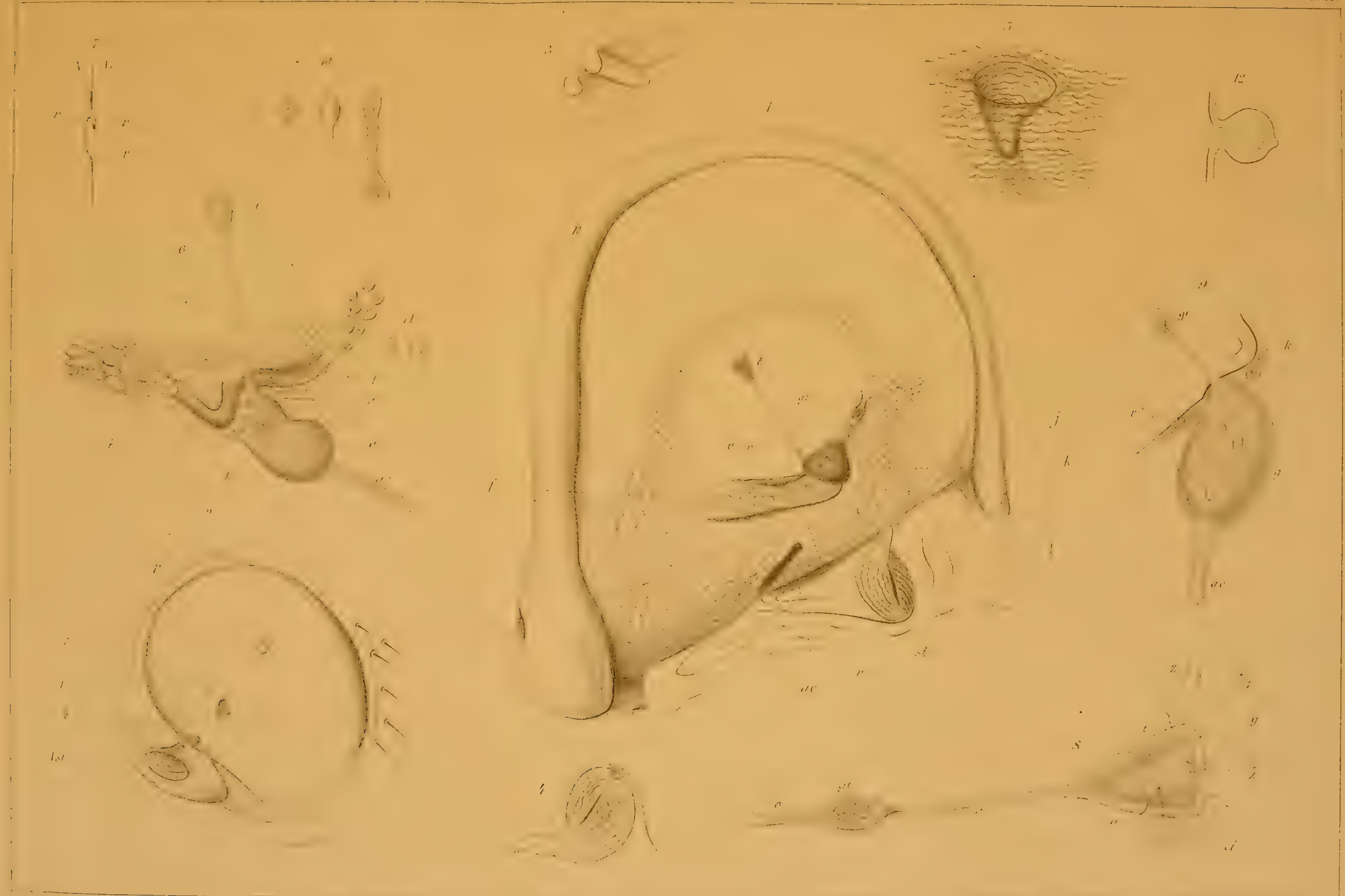



Fig. 8
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 9.
Fig. 7.
Fig. 22
Fig. 13.
Fig. 12
Fig. 21
Fig. 5.
Fig. 4.
Fig. 6
Fig. 18.
Fig. 17.
Fig. 14
Fig. 15
Fig. 1
Fig. 16
Fig. 20.
Fig. 19.
Fig. 10.
Fig. 11
Fig. 26
Fig. 27
Fig. 28
Fig. 29.




Fig. 1.
1
Fig. 2
2
4
3
Fig 3.
a
b
a
Fig 4
a
a
a
b



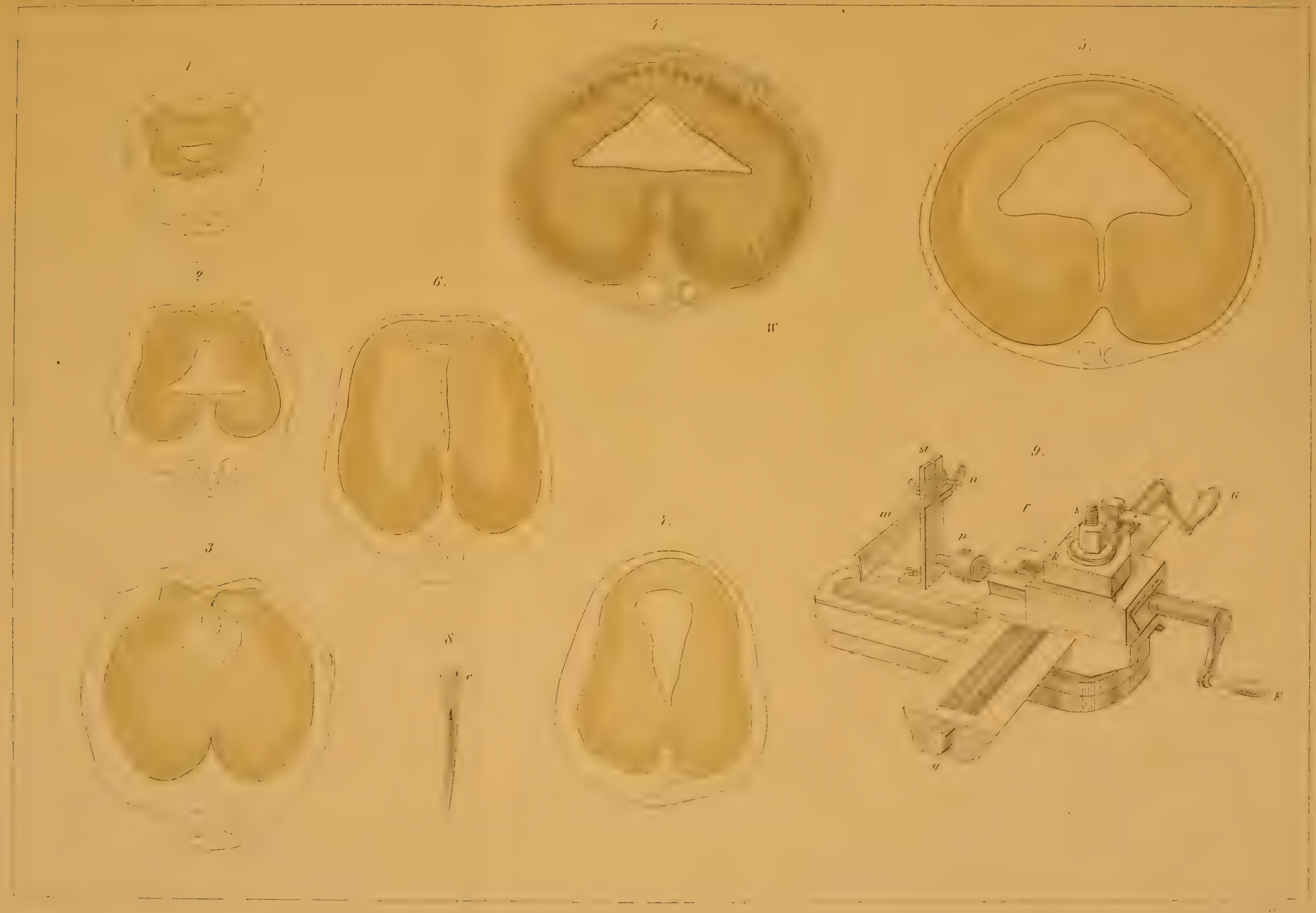




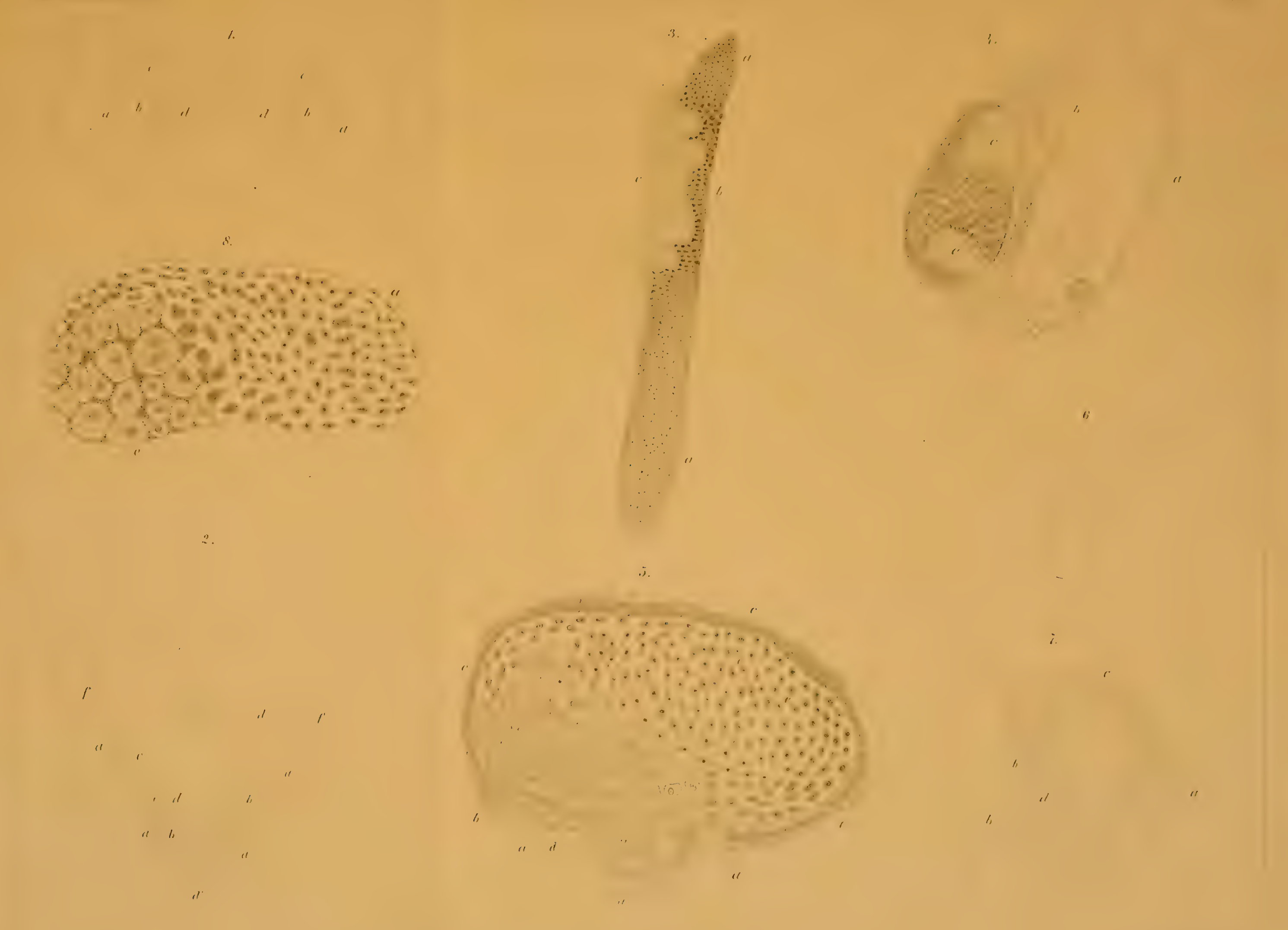








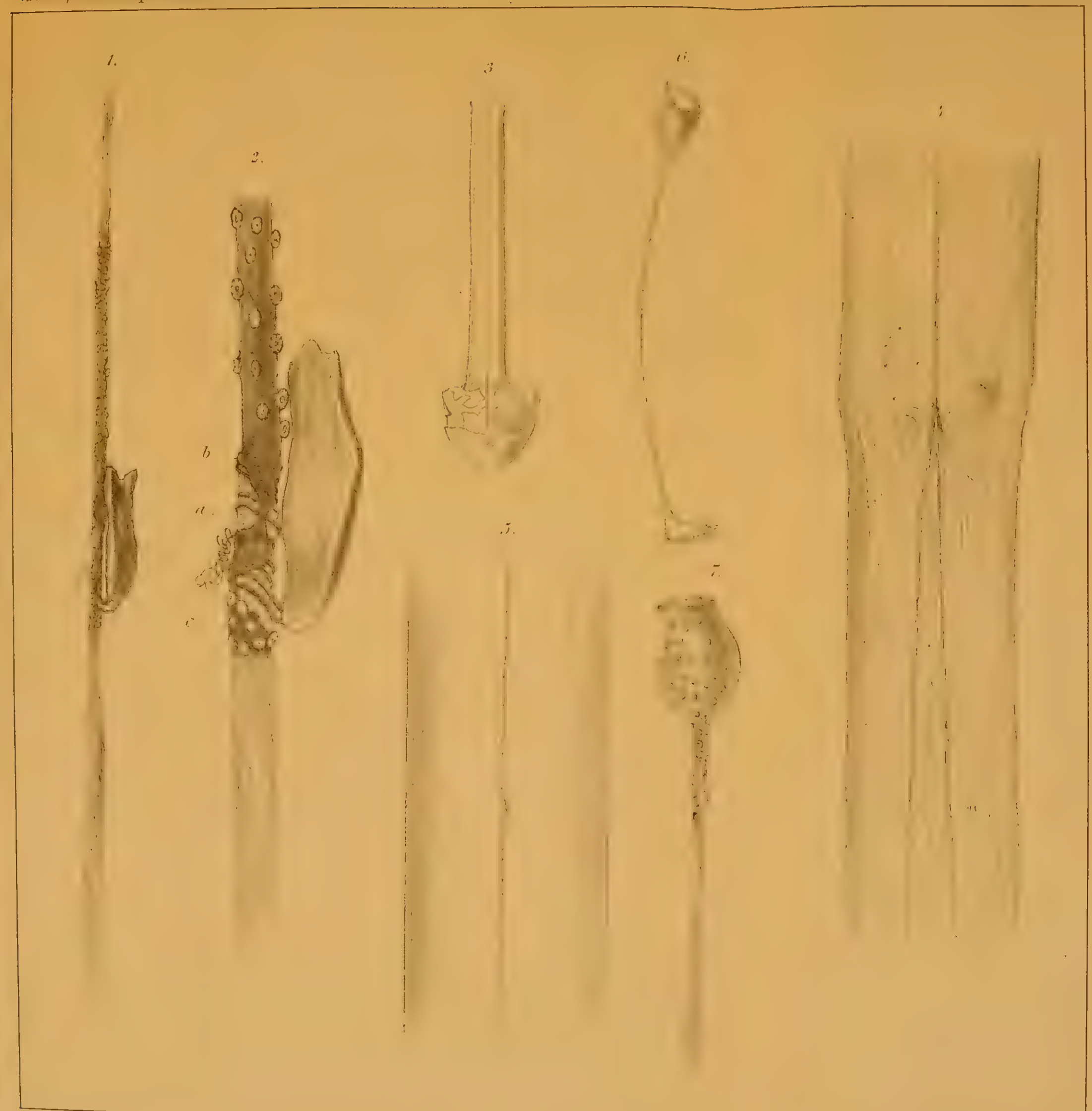












H. Kustermann gez.
Lith Anst v. J G Bach, Leipzig



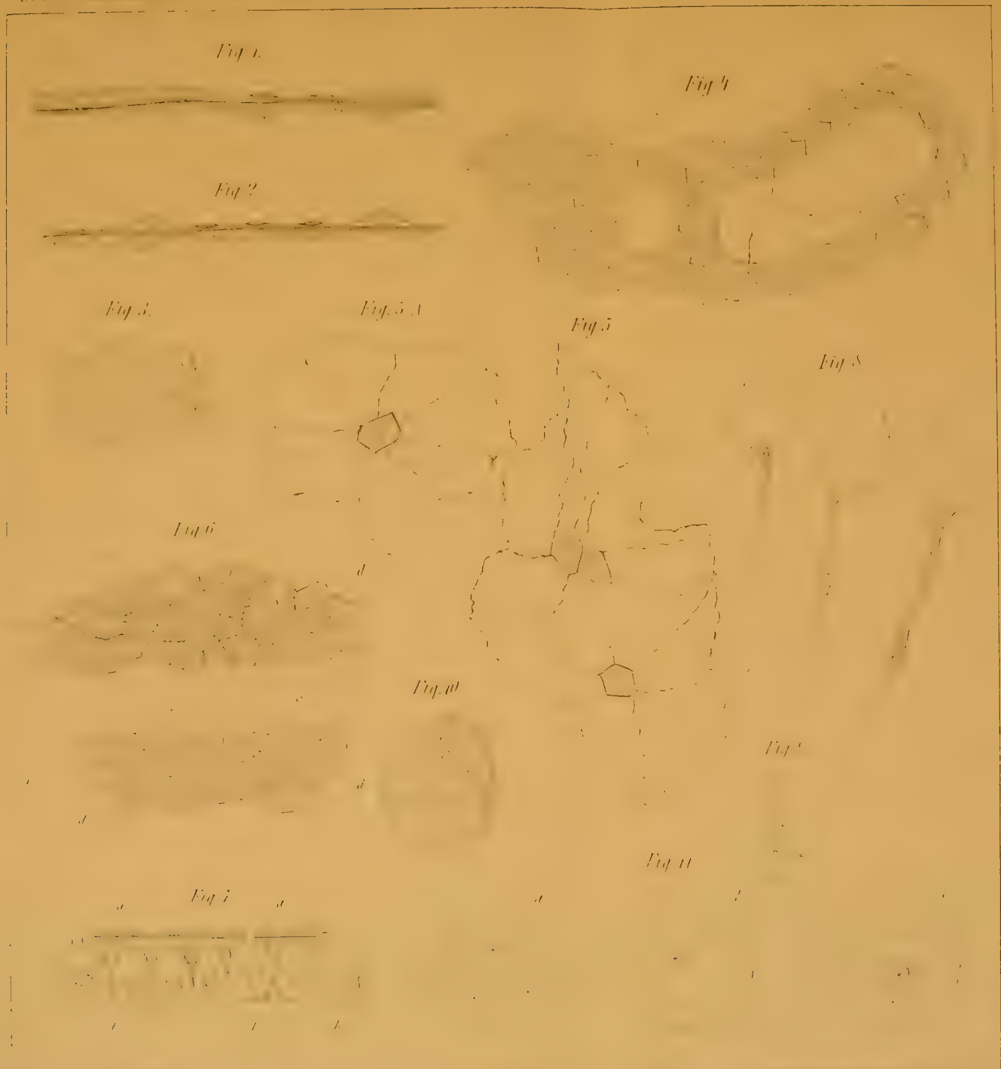




F. E. Schulze, gez. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.





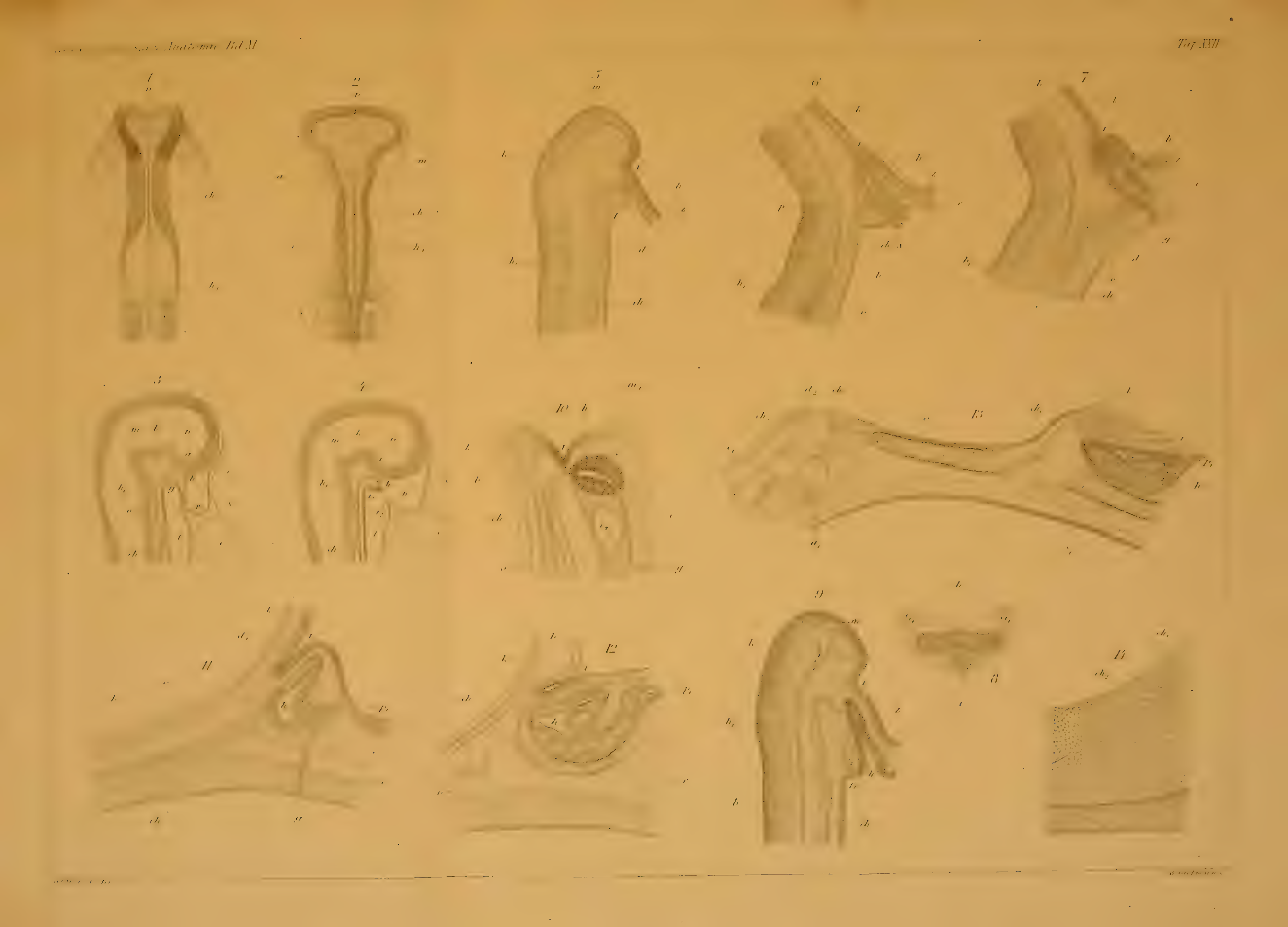






W. Grohmann sc.







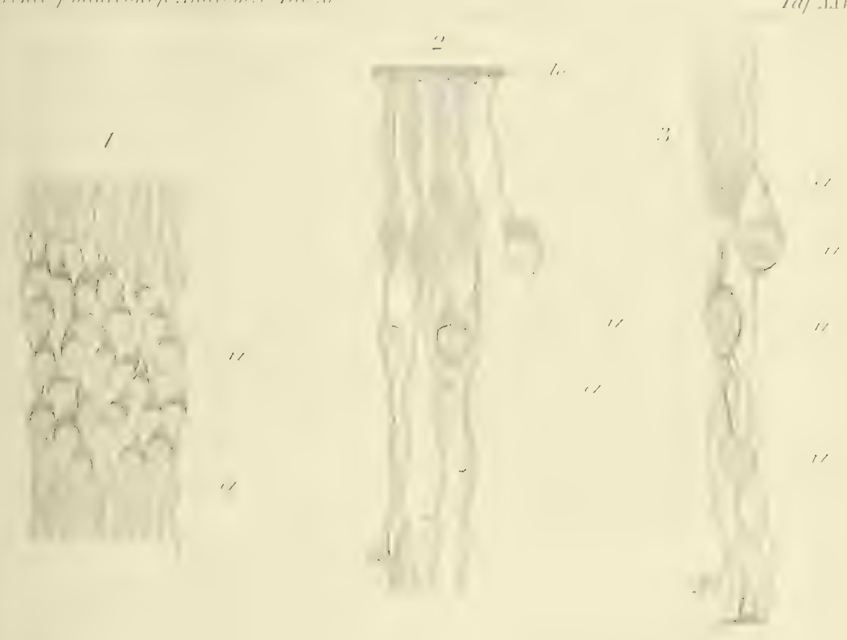
1 2 3 4 5 6 7 8 9

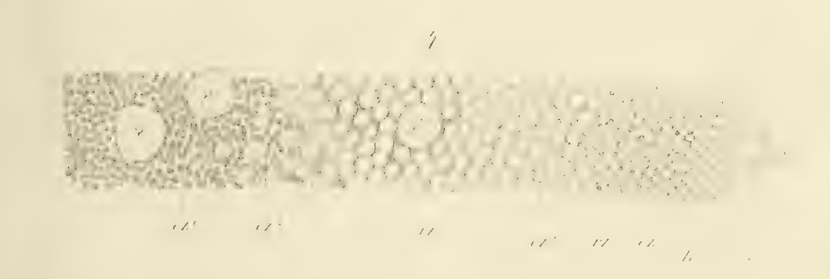












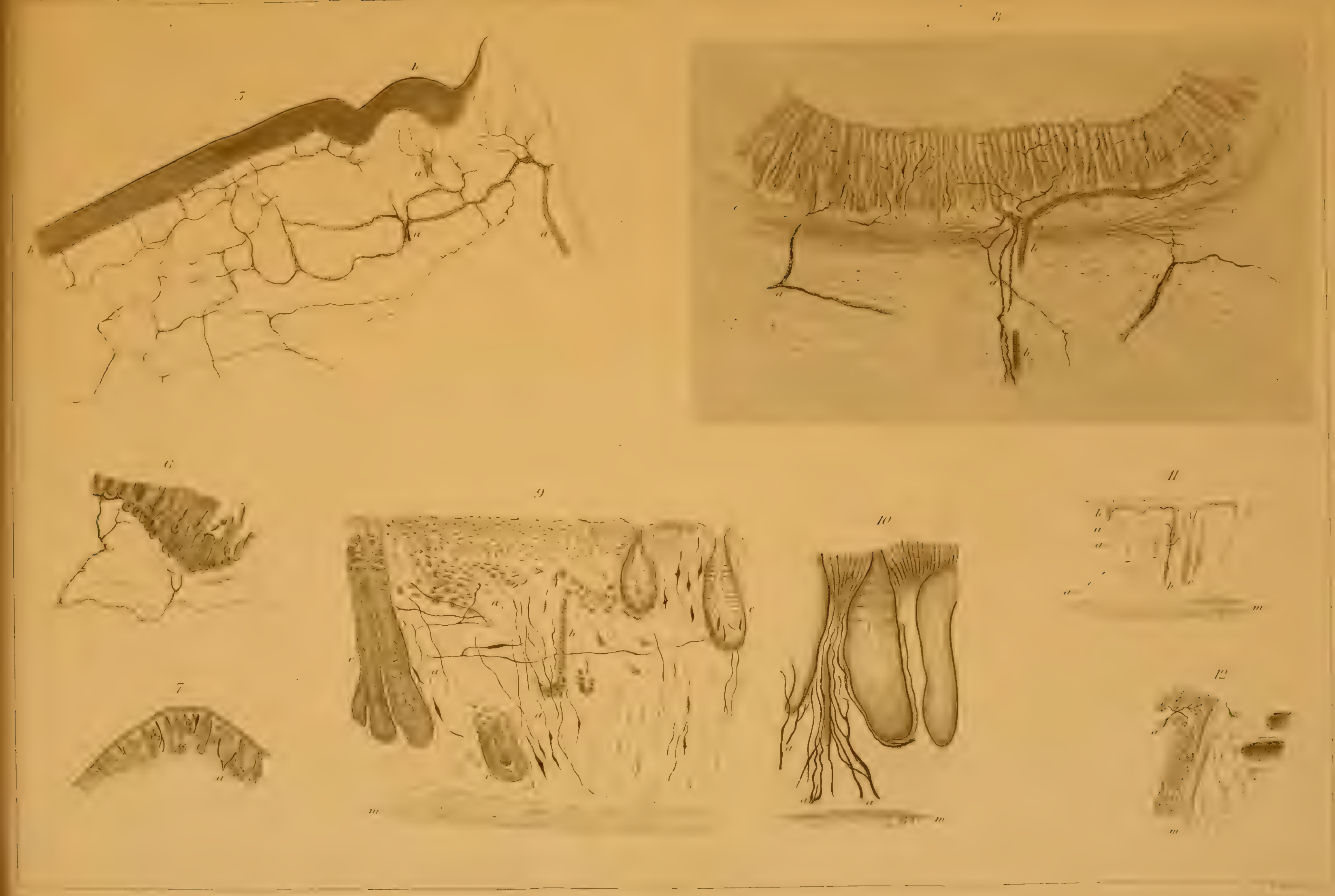


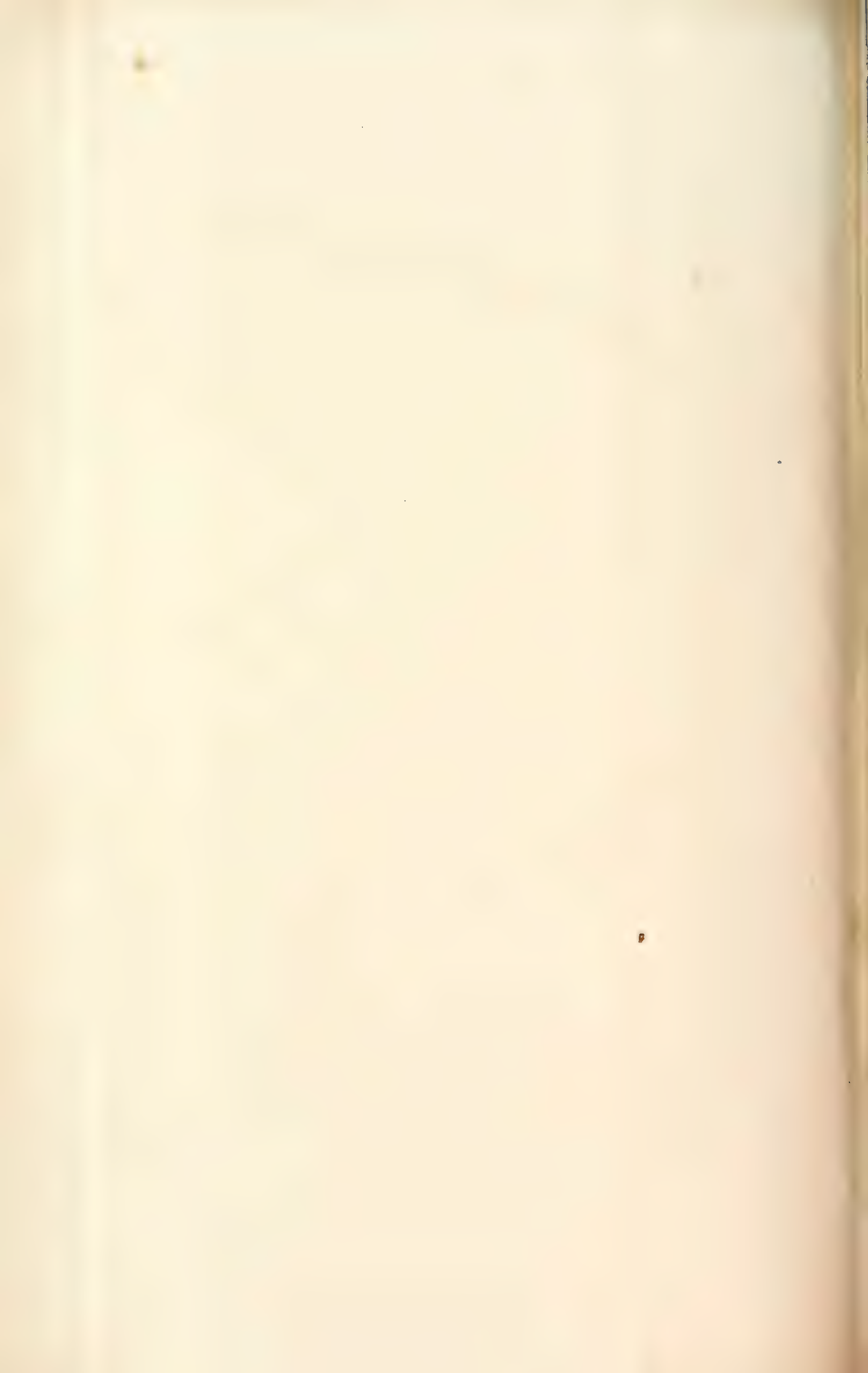
Peters u. v. Brunn del. W. Grohmann sc.

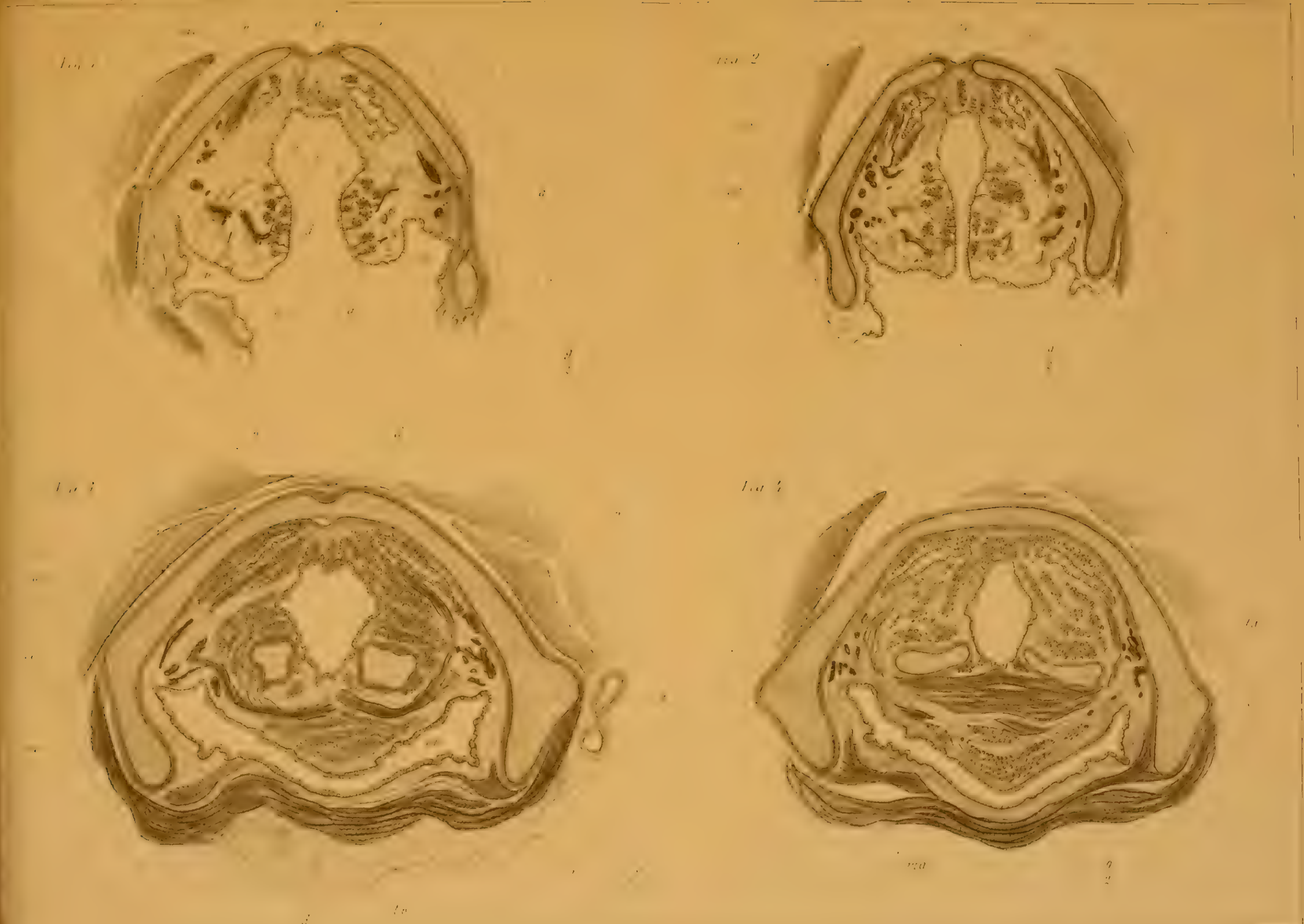


3
a
a
1
a
b
b
a
a
2
4







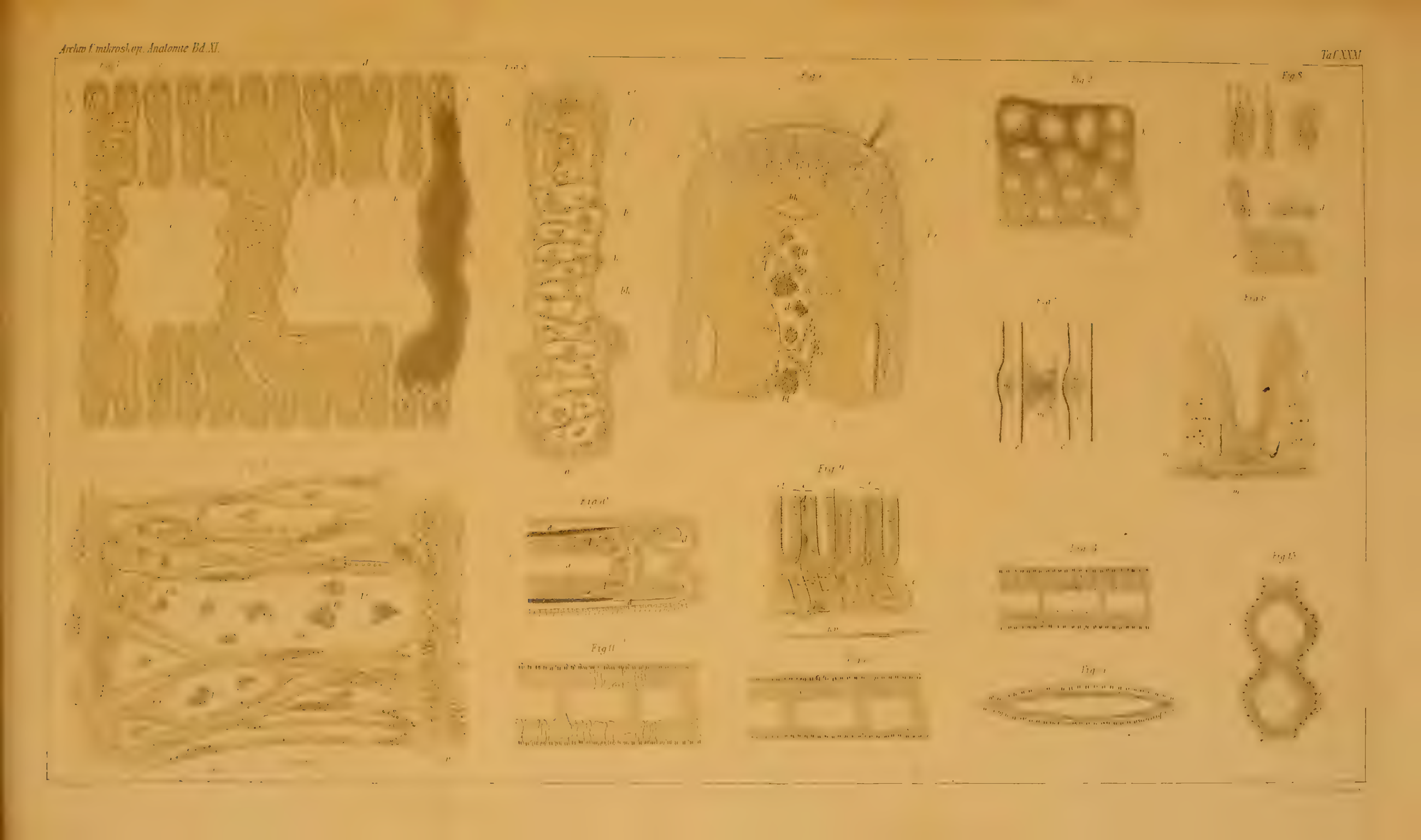


Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig




Fig. 5.
ta
Fig. 6.
cal
cap
cr
gt
Fig. 7.
ap
gt
gt
q




Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. XI.
Taf. XXXI
Fig. 9
Fig. 11
Fig. 15



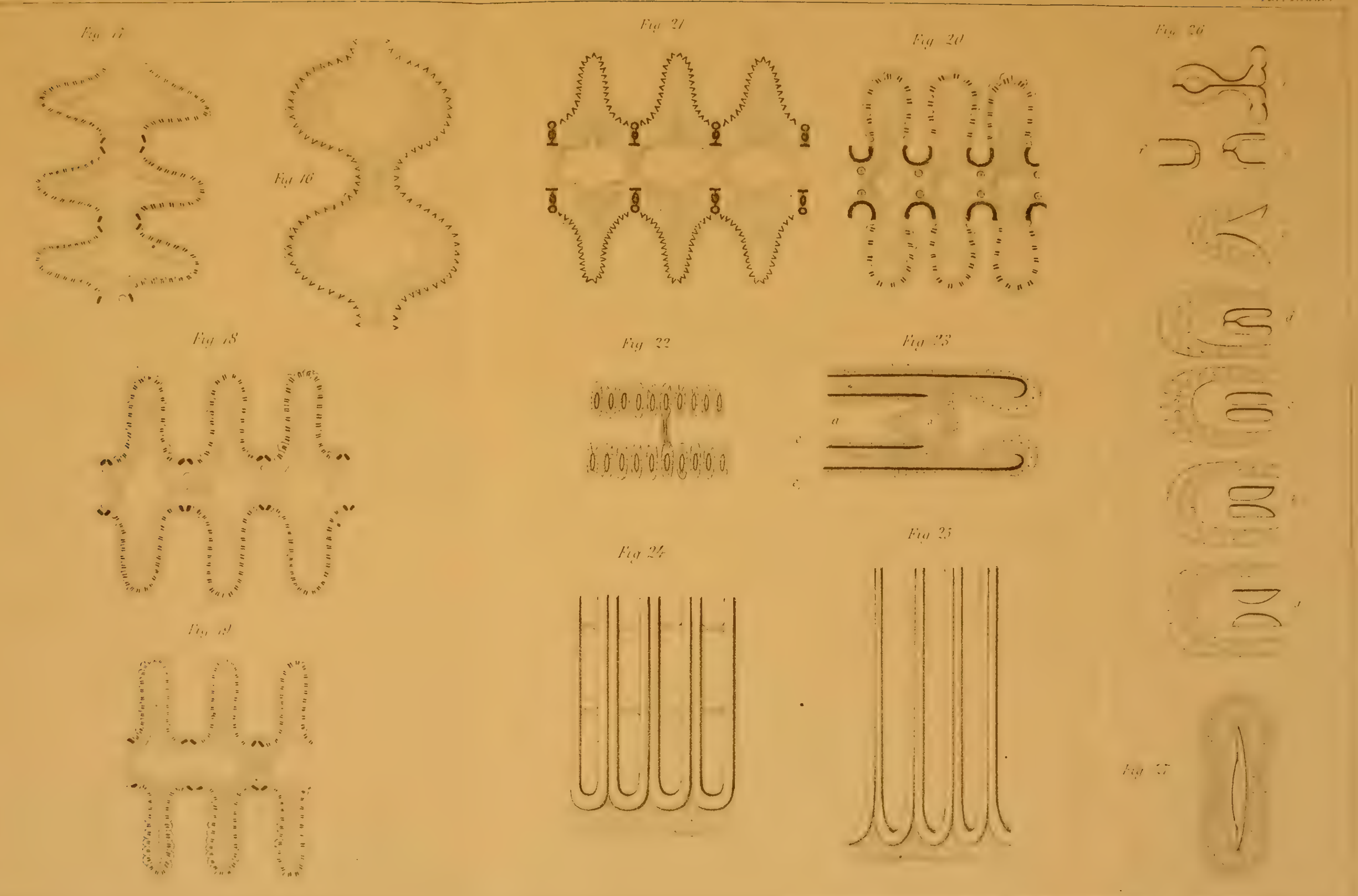
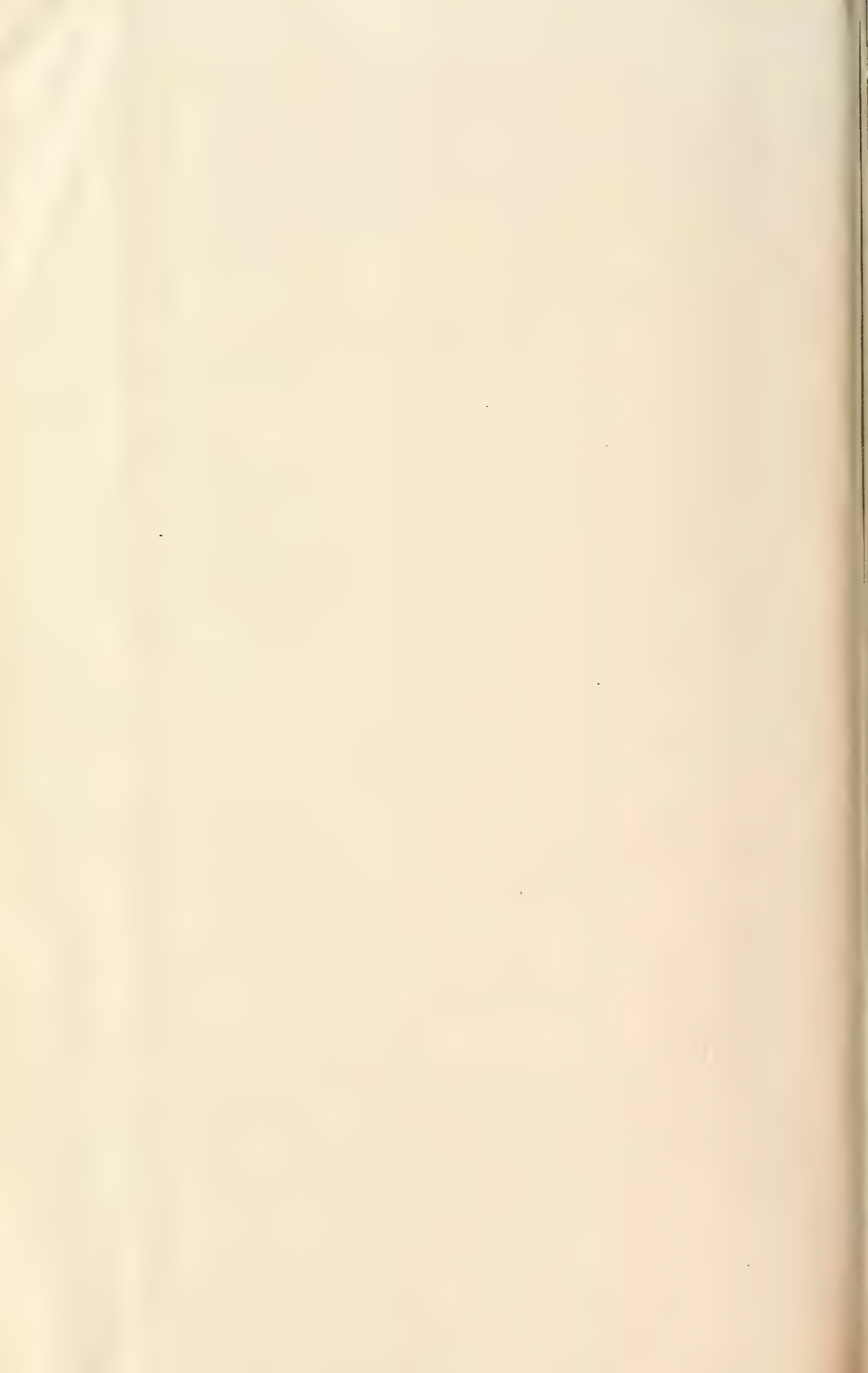





Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.



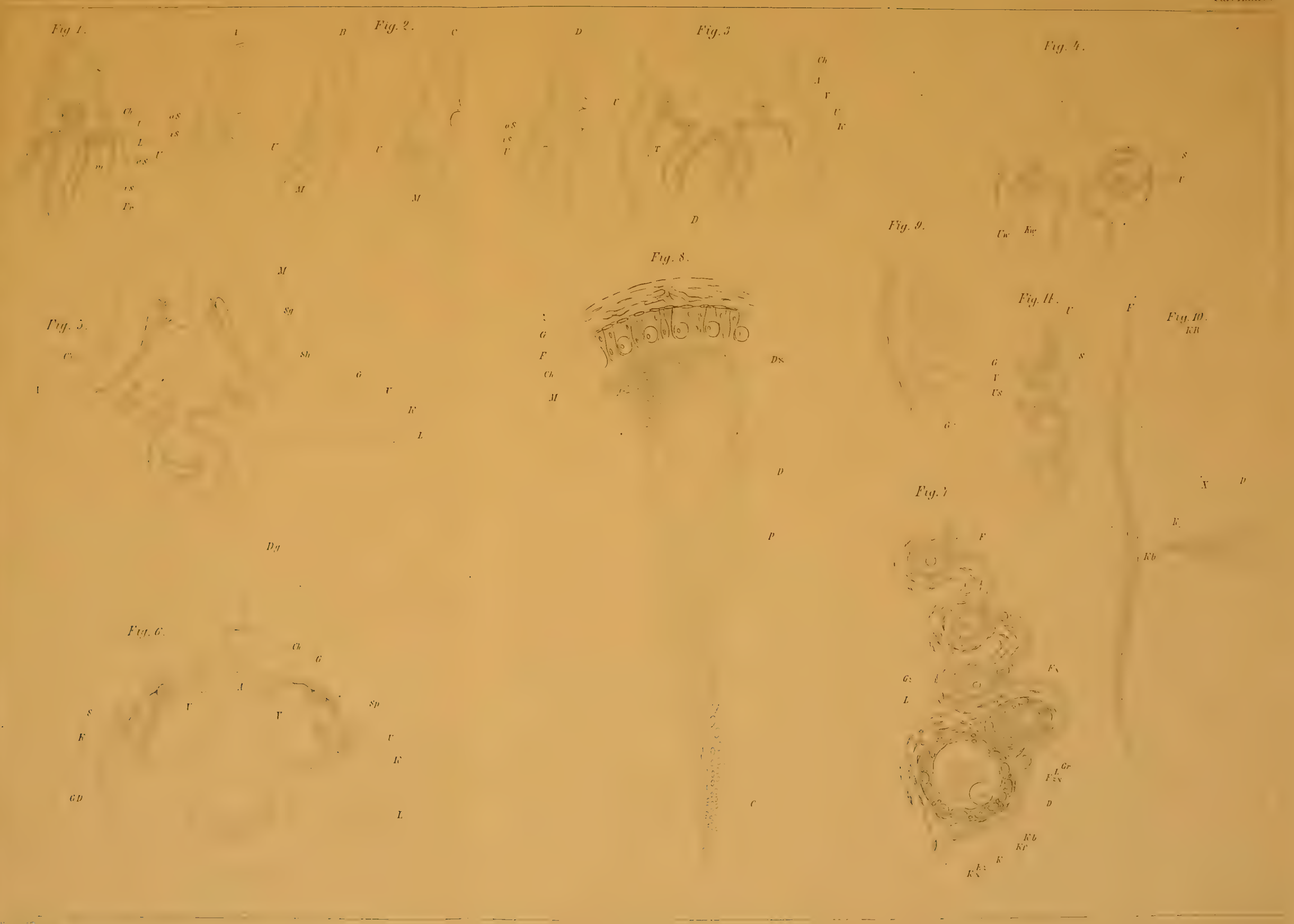

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.




Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3



1. 2. 3. 4.

5. 6. 7. 8.





Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig





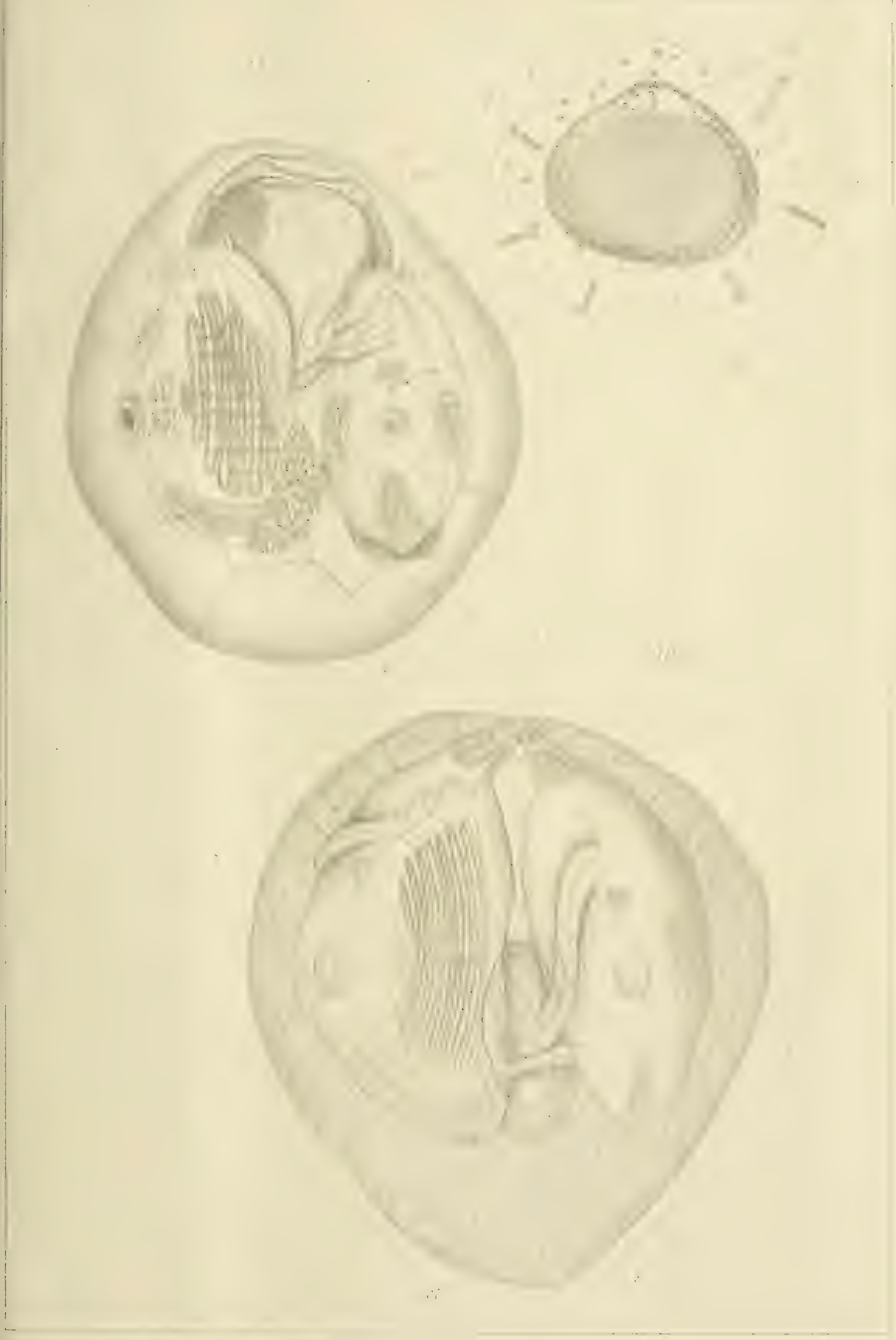




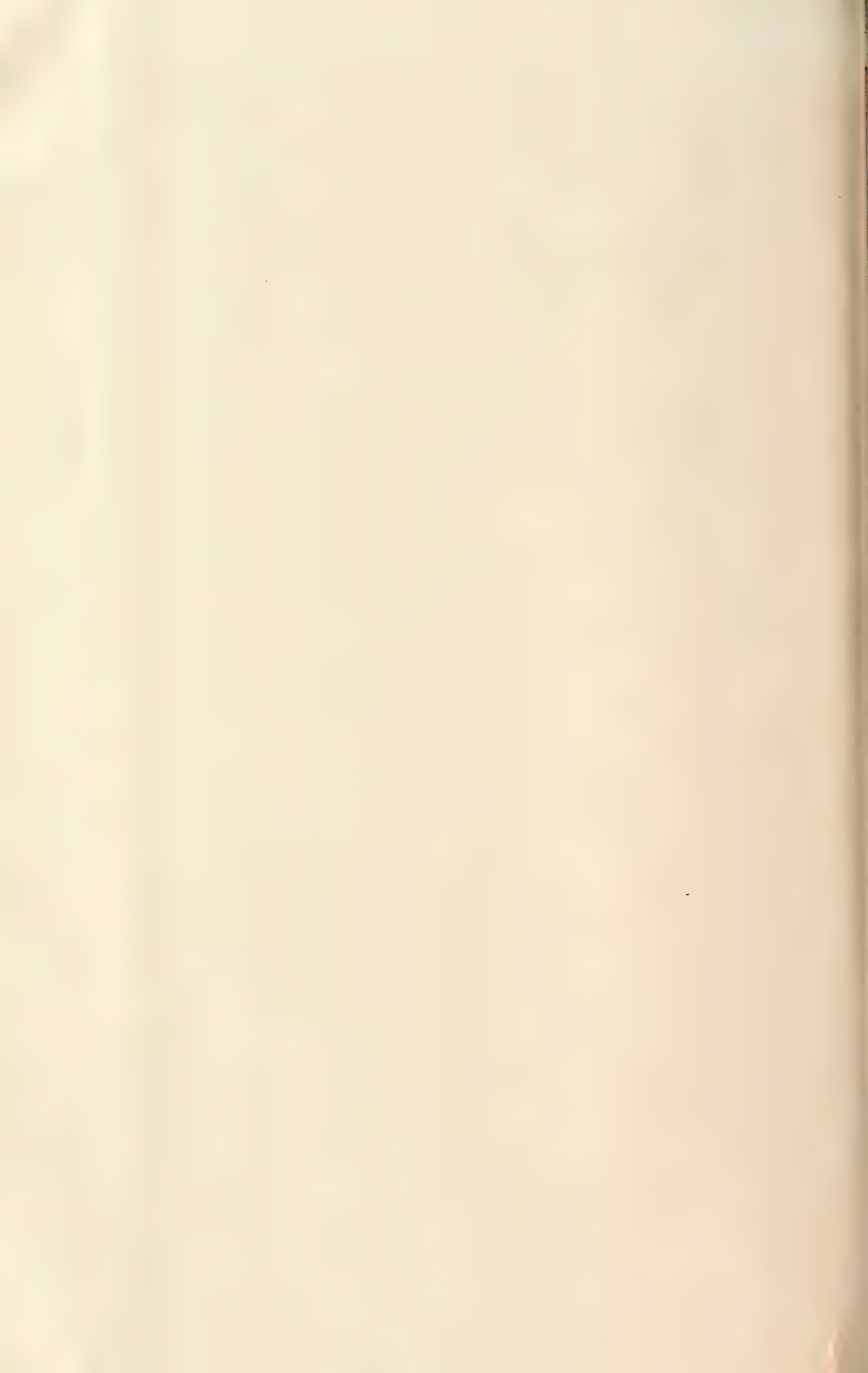






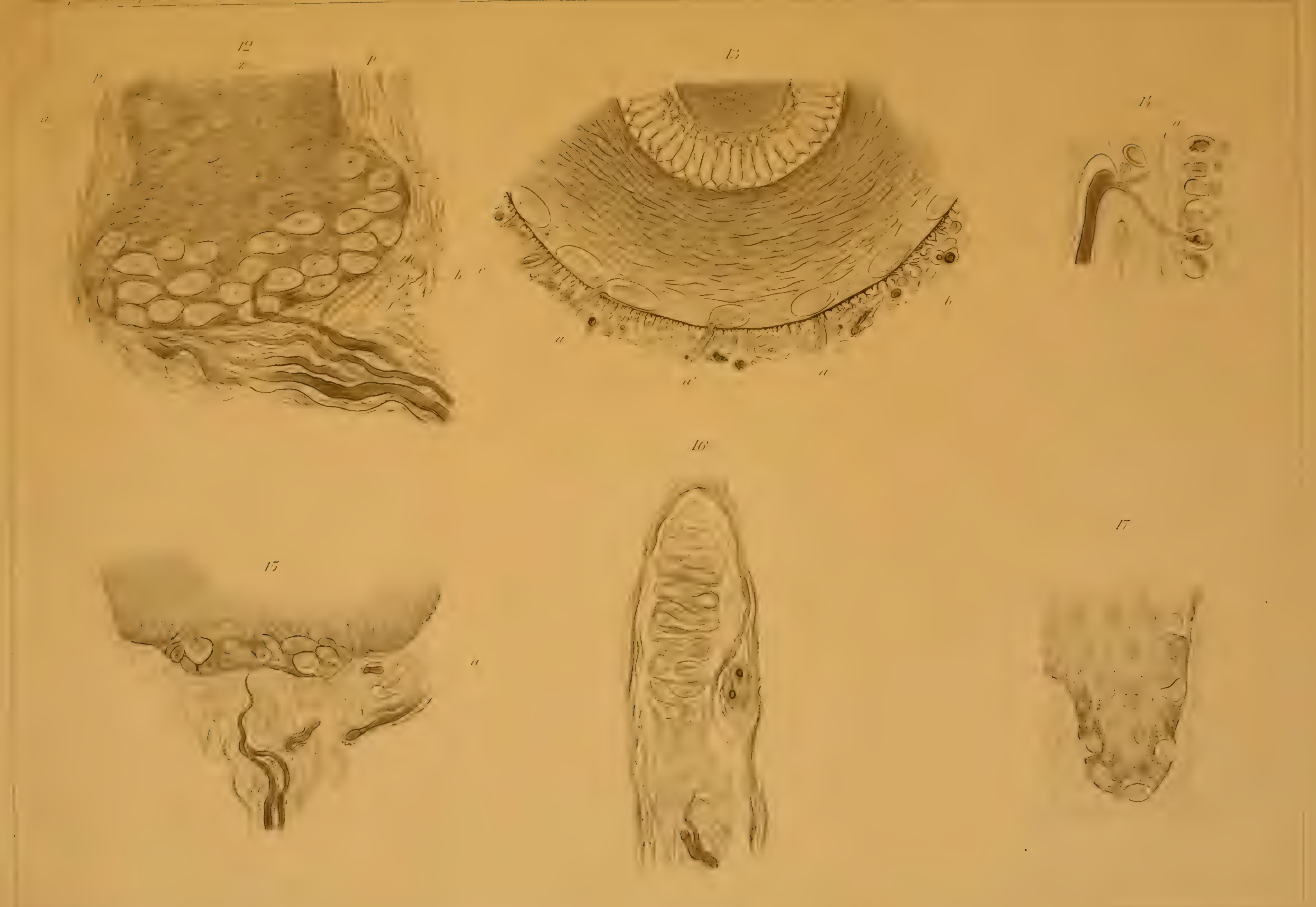


Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

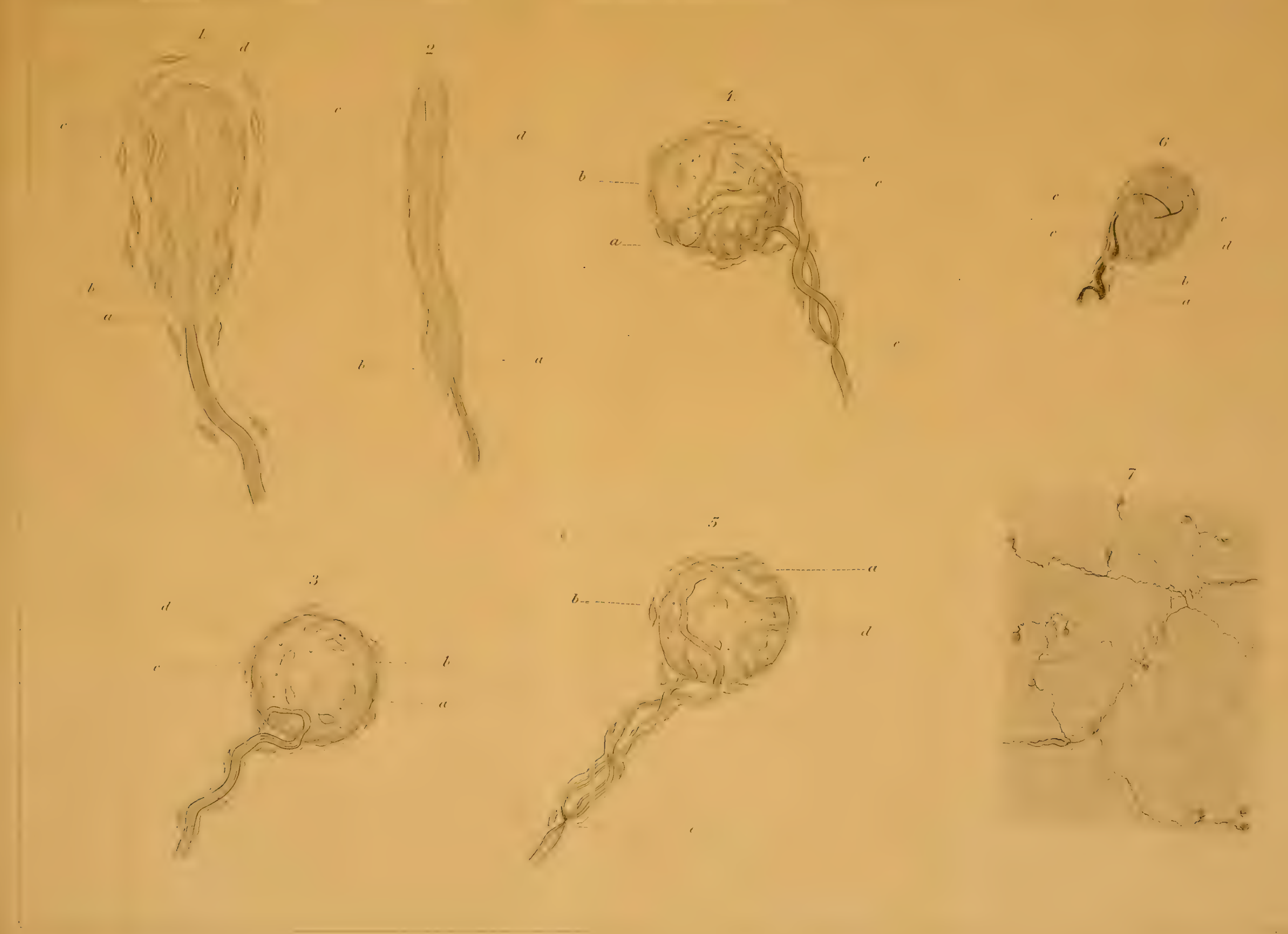



1
2
3
4
9
5
6
7
b
c
d
a
10
8
11








1
2
3
4
5
6
7
a
b
c
d



Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Strassburg.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Eilfter Band.

Supplementheft.

Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Eine vergleichend anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von Dr. Oscar Hertwig.

Mit 5 Tafeln.

Bonn,

Verlag von Max Cohen & Sohn.

1874.



Seinen Lehrern

den Professoren

C. Gegenbaur und E. Haeckel

widmet diese Schrift

in Dankbarkeit und hoher Verehrung

Der Verfasser.



Inhaltsverzeichniss.

Zweite Abtheilung.

Erster Abschnitt.

Zweiter Abschnitt.

Berichtigungen.

Seite 9 Zeile 9 von oben. Statt »allen« lies »alten«.

» 34 Absatz 3 Zeile 2. Statt »vier« lies »drei«.

» 34 Absatz 3 Zeile 6. Die Worte »und der vierte die allgemeinen Resultate« sind zu streichen.

» 57 Anmerkung 5). Statt »Stricker« lies »Heinecke«.

» 79 Zeile 6 von oben. Statt »nach« lies »von«.

» 123 Zeile 7 von unten. Statt »rennt« lies »trennt«.

Einleitung.

Die hier vorliegenden Untersuchungen sind durch die von mir in der Jenenser Zeitschrift kürzlich veröffentlichte Abhandlung[1]) »Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier« veranlasst worden. Für einige der dort ausgesprochenen, auf deductivem Wege gewonnenen Auffassungen war ich den empirischen, auf Thatsachen sich stützenden Beweis schuldig geblieben. Es wurde dort der Satz aufgestellt und im Anschluss an die bei Selachiern gefundenen Verhältnisse zu begründen gesucht, dass alle aus Dentin bestehenden Zahnbildungen der Wirbelthiere homologe Bildungen d. h. gemeinsamen Ursprungs sind und als solche von den bei Selachiern bestehenden Einrichtungen abgeleitet werden müssen. Da nun die Zähne der Selachier gleich denjenigen der Säugethiere aus Zahnbein, Schmelz und Cement zusammengesetzt sind und sich, abgesehen von einigen Verschiedenheiten von untergeordneter Bedeutung, wie diese entwickeln, so musste eine nahezu gleiche Zusammensetzung und eine ähnliche Entwicklung auch für die Zähne der zwischen den Selachiern und Säugethieren stehenden Wirbelthierclassen, der Teleostier, Amphibien und Reptilien erwartet werden. Diese einheitliche Auffassung des Zahnbaus, wie ich sie in der oben genannten Arbeit entwickelt habe, stösst auf Schwierigkeiten, wenn man die von früheren Forschern über die Zähne der genannten Classen angestellten Untersuchungen berücksichtigt, da sie in vieler Beziehung zu andern Resultaten geführt haben.

So entstand in mir das Verlangen, die bei den Selachiern begonnene Untersuchung auch auf die übrigen höher stehenden Thierclassen auszudehnen. Zugleich war ich begierig zu erfahren, in wie weit eine unter Voraussetzung gemeinsamer Abstammung theoretisch gewonnene Auffassung vom Zahnbau einer bestimmten Thierclasse im

1) Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1874. Bd. VIII N. F. I, 3.

gegebenen Falle sich bewahrheiten würde. Von einer Untersuchung des Zahnsystems der Knochenfische nahm ich vorläufig Abstand, weil hier die Arbeit sehr ausgedehnt hätte werden müssen, wenn sie die äusserst mannichfaltigen Verhältnisse nur einigermassen umfassend hätte behandeln wollen, und wandte mich zur Untersuchung der Amphibien, theils weil hier die Zahnbildung bei den verschiedenen Species eine sehr gleichartige ist, theils auch weil gerade über sie die früheren Untersuchungen zu sehr verschiedenen Resultaten geführt haben.

Als Untersuchungsobjecte dienten mir aus der Classe der Anuren Rana esculenta und Pelobates fuscus, von Urodelen wurden Siredon pisciformis, Salamandra macul. und Triton untersucht. Von allen diesen Species standen mir auch Larven auf den verschiedensten Entwicklungsstufen zu Gebote.

Als ich nun die embryonale Entstehung der Zähne zunächst bei Tritonlarven zu untersuchen anfing, wurde ich auf die innige Beziehung zwischen der Entwicklung der jungen Zähnchen und der Entwicklung einiger Knochen der Mundhöhle aufmerksam. Die hier sich mir darbietenden Verhältnisse fesselten in hohem Grade meine Aufmerksamkeit, weil sie mir für die Genese des Kopfskelets von der grössten Bedeutung zu sein schienen. Ich begann daher jetzt auch die Entstehung des Mundhöhlenskelets eingehender zu untersuchen, als dies von früheren Forschern geschehen ist, welche die Rolle der Zähne bei der Bildung einzelner Knochen entweder ganz übersehen, oder wenn zwar beobachtet, so doch nicht richtig gedeutet haben. Eine Bearbeitung dieses Gegenstandes, wenn sie erfolgreich und möglichst erschöpfend werden soll, erfordert aber nothwendiger Weise eine genaue Kenntniss des Schädels vom erwachsenen Thiere, und namentlich eine genaue Kenntniss der einzelnen Knochen der Mundhöhle bei den verschiedenen Amphibienarten. Daher begann ich auch nach dieser Richtung meine Untersuchungen auszudehnen. Hierbei konnte ich mich mit den osteologischen Verhältnissen natürlich nur in soweit befassen, als dieselben für den Gang der ganzen Arbeit von Bedeutung waren. Daher liess ich die Frage nach der Homologie der Skelettheile der Amphibien mit Skelettheilen höherer Wirbelthiere ganz unberücksichtigt, einestheils weil ein Eingehen auf diese Frage vom eigentlichen Ziel der Arbeit abgeleitet haben würde, andererseits weil nach meiner Ueberzeugung mit der Feststellung der Homologieen eine das Skelet der

höheren Thiere behandelnde Arbeit sich zu befassen hat. Denn nicht die complicirten und weiter abgeänderten, sondern die einfacheren und ursprünglicheren Verhältnisse müssen den Ausgangspunkt und die Grundlage für vergleichend anatomische Betrachtung bilden, oder mit andern Worten das Skelet der höheren Wirbelthiere muss auf dasjenige der Amphibien und nicht das Skelet der Amphibien auf das der höheren Wirbelthiere zurückgeführt werden. Aber auch trotz dieser Einschränkung habe ich bei der Untersuchung des Mundhöhlenskelets länger verweilen müssen, weil ich Verschiedenerlei von früheren Untersuchern abweichend dargestellt oder gedeutet und Manches, was der Erwähnung werth, übergangen fand. Ausserdem hat es bis jetzt Niemand versucht, die in den einzelnen Species abweichenden osteologischen Verhältnisse von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus genauer vergleichend zu beurtheilen. So veränderte sich oder richtiger gesagt, so erweiterte sich im Laufe der Untersuchung das Untersuchungsgebiet, und die anfänglich enger begrenzte Arbeit nahm unter der Hand allmählich einen grösseren Umfang an.

Auf den ersten Blick mögen vielleicht die Gegenstände dieser Untersuchung weit auseinander zu liegen und einander fremdartig zu sein scheinen. Wie indessen der Gang der Untersuchung mit Nothwendigkeit von dem einen zum andern Objecte mich hinleitete, so wird man auch in der Darstellung, zumal aber im Gesammtresultat den inneren Zusammenhang der hier behandelten Gegenstände nicht verkennen.

Nach den Untersuchungsobjecten zerfällt die Arbeit in einen anatomischen und in einen embryologischen Theil. Im anatomischen Theil wird in einem besonderen Abschnitt die Anatomie des Mundhöhlenskelets und in einem zweiten Abschnitt die Anatomie und Histologie der Zähne geschildert werden. Im embryologischen Theile dagegen wird die embryonale Entstehung der Zähne und des Skelets der Mundhöhle gemeinsam zur Darstellung kommen. An diese zwei grösseren das Untersuchungsmaterial in sich fassenden Theile habe ich einen dritten allgemeinen Theil angereiht, in welchem die gewonnenen allgemeinen Resultate mit den Verhältnissen in anderen Wirbelthierclassen verglichen und zum Schluss eine Theorie der Entstehung des Kopfskelets der Wirbelthiere gegeben werden soll.

Erste Abtheilung.

Anatomisch histologische Untersuchung des Skelets der Mundhöhle und der Zähne der Amphibien.

Erster Abschnitt.

Das Skelet der Mundhöhle[1]).

Hierzu Tafel I.

Das Skelet der Mundhöhle, wie überhaupt das gesammte Cranium der Amphibien setzt sich aus knöchernen und aus knorpligen Theilen zusammen. Diese gehören dem primordialen, jene dem knö-

---

1) Literatur.

Cuvier: Recherches sur les ossemens fossiles T. V. P. II.

Meckel: System der vergleichenden Anatomie II. Th. 1. Abth.

Dugès: Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.

Kölliker: Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Friedreich und Gegenbaur: Der Schädel des Axolotl. Berichte von der Königl. zoot. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Rusconi: Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavia 1854.

Stannius: Handbuch der Zootomie der Wirbelthiere. 2. Theil 1856.

Owen: Odontography.

Vaillant: Anatomie de la Sirène lacertine. Annales des sciences naturelles Quatr. serie. Zoologie 18 et 19. $18^{62}/_{63}$.

Ecker: Die Anatomie des Frosches. 1864.

Parker: On the structure and development of the scull of the common frog. Philosophical Transactions 1872. I. II.

Gegenbaur: Grundzüge der vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1870.

Huxley: Lectures on the elements of comparative anatomy.

Huxley: Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1873.

Hoffmann: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 6. Band II. Abtheilung.

chernen Cranium an. Da nun das primordiale die Grundlage für das knöcherne Cranium bildet, so kann letzteres nicht isolirt beschrieben werden. Denn viele Verhältnisse, vor allen Dingen die Lage der einzelnen Knochen, würden unverständlich bleiben. Eine Schilderung des Mundhöhlenskelets muss daher gleichmässig beide Theile berücksichtigen.

Ehe ich indessen zu einer derartigen Schilderung übergehe, mögen einige allgemeinen Bemerkungen über das Verhältniss, in welchem bei dem Amphibienschädel die Knochenstücke zu den knorpligen Theilen stehen, vorausgesschickt werden.

Wie die Amphibien in der phylogenetischen Entwicklungsreihe zwischen die Selachier und die höheren Wirbelthiere zu stehen kommen, so bildet auch ihr Schädel eine vermittelnde Zwischenstufe zwischen den ausschliesslich aus Knorpel gebildeten Schädeln der Selachier und den rein knöchernen der höheren Wirbelthiere. In ihm hat sich uns dauernd ein Zustand erhalten, der in der embryonalen Entwicklung des Cranium der Säugethiere nur vorübergehend auftritt, wo Knorpel und Knochen gemeinsam ein Schutzorgan für das Gehirn und die Sinnesorgane bilden. Hierdurch erlangt aber der Amphibienschädel eine hohe morphologische Bedeutung sowie man über die Processe, welche zur Entstehung der knöchernen Theile und weiterhin zur Verdrängung des Knorpels geführt haben, Aufschlüsse erhalten will.

Der knorplige Theil des Cranium bildet bei den Amphibien, und zwar in höherem Grade bei den Perennibranchiaten und Anuren, in geringerem Grade bei den Salamandrinen unter den ihm aufliegenden Knochenstücken noch eine fast vollkommen geschlossene Kapsel, welche dem Cranium der Selachier gleichgestellt werden muss (Fig. 16 u. Fig. 20). Das hieran sich anschliessende, die Mund- und Schlundhöhle von unten her umgürtende Visceralskelet (Unterkiefer, Zungenbein, Kiemenbogen) besteht gleichfalls zum grossen Theil aus einfachen Knorpelspangen und nimmt in dieser Beziehung, wenn wir von einzelnen Umbildungen und Rückbildungen absehen, eine nur wenig höhere Entwicklungsstufe als das Visceralskelet der Selachier ein.

Die mit dem Primordialcranium in Verbindung getretenen knöchernen Theile zeigen zu demselben ein verschiedenes Verhalten, auf welches zuerst Dugès in seinen verdienstvollen Unter-

suchungen über die Osteologie der Batrachier[1]) die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Der grösste Theil derselben liegt der Oberfläche des Knorpels flach auf und wird durch eine bald geringere bald stärkere Bindegewebsschicht von ihr getrennt. An macerirten Schädeln lassen sie sich vom Knorpelcranium, ohne dasselbe irgend wie zu beschädigen, mit der Pincette leicht abheben. Bei einem anderen kleineren Theile von Knochen ist dies nicht ausführbar, ohne die Continuität des Primordialcranium zu zerstören, da sie in dasselbe eingesprengt und gleichsam verknöcherte Partieen desselben sind. Die ersteren hat man nach ihrer Lagerung zum Knorpel als perichondrostotische oder als Belegknochen (membrane bones), die letzteren als enchondrostotische (cartilage bones) bezeichnet. Früher unterschied man sie auch als secundäre und als primäre Knochen[2]). Zu ersteren gehören am Amphibienschädel die Nasalia, Frontalia, Parietalia, Tympanica; die Intermaxillaria und Maxillaria, die ossa vomeris, Palatina und Pterygoidea, das Parasphenoid, die Belegknochen des Unterkiefers: das Dentale, Angulare und wo es vorhanden, das Operculare. Enchondrostotische Knochen (primäre) sind nur die Occipitalia lateralia, Petrosa, Quadrata, das Ethmoid (os en ceinture) und das Articulare des Unterkiefers, welches indessen in den meisten Fällen fehlt.

Nach dieser allgemeinen Charakteristik des Amphibienschädels wende ich mich zur eingehenderen Darstellung des Skelets der Mundhöhle und werde zunächst die Basis des Primordialcranium mit seinen enchondrostotischen Verknöcherungen, alsdann die ihr aufliegenden Deckknochen beschreiben. In einem dritten Abschnitt soll das Skelet des Unterkiefers, in einem vierten die histologischen Eigenschaften des Knorpel- und Knochengewebes am Amphibienschädel besprochen werden.

---

1) Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.

2) Kölliker, Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

Huxley, Lectures on the elements of comparative anatomy. S. 298.

1. Die Basis des Primordialcranium[1]) mit seinen enchondrostotischen Verknöcherungen.

Im Anschluss an Gegenbaur's Eintheilung des Selachierschädels[2]) lässt sich auch das Primordialcranium der Amphibien in vier Regionen zerlegen, in eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region[3]).

---

1) Man vergleiche Friedreich und Gegenbaur: Der Schädel des Axolotl. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. 1849.

Dugès, Recherches sur l'ostéologie et myologie des Batraciens etc.

Ecker, Die Anatomie des Frosches.

Parker, On the structure and development of the scull of the common frog. Philosophical Transactions 1872. I. II.

2) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere 3. Heft. Das Kopfskelet der Selachier etc.

3) In den das Cranium der Amphibien behandelnden Schriften findet man in der Regel die knorplige Grundlage desselben nicht gesondert, sondern mit den knöchernen Theilen zusammen beschrieben. Knorpelpartieen hat man hierbei nach den ihnen aufliegenden Knochen benannt. Man ist in einer derartigen Benennung so weit gegangen, dass man Knorpeltheilen, welchen keine Knochenstücke bei den Amphibien aufliegen, die Namen von Knochen beigelegt hat, welche bei höheren Wirbelthieren die betreffende Gegend einzunehmen pflegen. So bleiben, um mich eines Beispiels zu bedienen, bei den Amphibien die Basis und die Decke der Hinterhauptsregion des Schädels rein knorplig, da nur in den Seitentheilen knöcherne Occipatilia lateralia zur Entwicklung kommen. Es fehlt also den Amphibien ein Occipitale superius und ein O. basilare. Trotzdem benennt man die obere Gegend als knorpliges Occipitale superius, die untere als O. basilare, oder man spricht von einem Occipitale, welches im Knorpelzustand verharrt. Mit demselben Rechte kann man die verschiedenen Gegenden an dem Knorpelcranium der Selachier mit den Knochennamen höherer Thiere taufen. Wenn es nun unsere Aufgabe sein muss, nur homologe Theile in der Thierreihe mit gleichen Namen zu belegen, so leuchtet das Schädliche in dieser Art und Weise der Namengebung wohl ein. Man hat hier ebenfalls den oben erwähnten Fehler begangen, dass man, anstatt aus minder differenzirten Formen die weiter differenzirten abzuleiten, gerade umgekehrt verfahren und, anstatt zu erklären, einfachere Verhältnisse durch den Vergleich mit höheren nur complicirter gemacht hat. Eine richtige Beurtheilung des Primordialcranium der Amphibien wird erst dann möglich sein, wenn man dasselbe für sich als ein abgeschlossenes Ganze betrachtet und ohne Rücksicht auf die ihm secundär

Der ethmoidale Theil des Cranium enthält das Geruchsorgan eingebettet. Er verharrt fast in seiner ganzen Ausdehnung im knorpligen Zustand und findet sich verhältnissmässig am massigsten bei Siredon pisciformis als Repräsentanten der Perennibranchiaten, weniger bei Salamandrinen und Anuren entwickelt. Bei Siredon (Fig. 16. Eth.) bildet er an der Decke der Mundhöhle eine breite und dicke Platte mit je einem seitlichen Einschnitt (γ), welcher die innere Mündung der Nasenkapsel zur Hälfte begrenzt. Hiermit verglichen, besitzt die Platte beim Frosch (Fig. 20) sowohl eine geringere Dicke als auch eine geringere seitliche Ausdehnung und ist diese Rückbildung theilweise durch eine Vergrösserung der inneren Nasenöffnungen (γ), welche weiter median- und rückwärts gerückt sind, theilweise durch eine stärkere Volumsentfaltung des Geruchsorgans und dadurch bedingte Verdünnung der Knorpelwände herbeigeführt worden. An der Stelle, wo der Ethmoidalknorpel die vordere Wand der Schädelhöhle bildet und in die Orbitalregion übergeht, entspringt jederseits ein seitlicher Fortsatz, welcher die Orbita nach vorn abgrenzt. Man hat den Fortsatz Processus palatinus (C. p.) genannt.

Die Orbitalregion (Fig. 16 u. 20. Or.) umfasst den zwischen den Augäpfeln liegenden Theil des Primordialcranium. Sie zerfällt beim Frosch und bei Siredon in einen vorderen enchondrostotisch verknöcherten und in einen hinteren rein knorpligen Abschnitt. Die Verknöcherung (O. eth.) erstreckt sich von der Orbitalregion noch eine kleine Strecke weit nach vorwärts auf die Ethmoidalregion und zwar auf deren hintere die Schädelhöhle nach vorn abschliessende Wand. Der Knochen wird in den Handbüchern als os en ceinture Gürtelbein oder als Ethmoid aufgeführt, da der Riechnerv ihn durchbohrt. Beim Frosch bildet er einen breiten Ring, der in seiner vorderen ethmoidalen, sich trichterförmig verengernden Hälfte durch eine senkrechte Scheidewand in zwei seitliche Abtheilungen für den Durchtritt des N. olfactorius zerlegt ist.

---

aufgelagerten Deckknochen dasselbe in seinen einzelnen Theilen von den Zuständen niederer Thiere, namentlich von den Knorpelcranien der Selachier abzuleiten und zu erklären sucht. Eine eigene Benennung der Theile wird sich dann von selbst als nothwendig erweisen. Ein Vergleich mit dem Selachiercranium konnte in dieser Arbeit im Einzelnen nicht durchgeführt werden, da ein solcher Versuch von dem gesteckten Ziele würde abgeleitet haben.

Der an das Gürtelbein sich anschliessende knorplige Abschnitt besteht aus einer horizontalen, die Decke der Mundhöhle bildenden Platte und knorpligen die Orbita medianwärts begrenzenden Seitenwänden. Bei Siredon ist der Boden der Orbitalregion häutig und sind daher nur die Seitenwände im vorderen Abschnitt enchondrostotisch verknöchert (O. eth.), im hinteren Abschnitt knorplig. Das Ethmoid besteht bei noch nicht völlig ausgewachsenen Exemplaren nach den Angaben Gegenbaur's aus zwei seitlichen Knochenstücken. Dieselben sind bei allen Thieren, wenn die Verknöcherung auch auf die Ethmoidalregion sich noch erstreckt hat, nach vorn zu verschmolzen [1]).

Die Labyrinth- und Occipital-Region zusammengenommen bilden zwar nur einen kurzen, dagegen aber auch den breitesten Theil des Schädels (Fig. 16 u. 20. La. u. Oc.). Zum grösseren Theile bestehen sie gleichfalls aus Knorpel, zum kleineren aus Knochen. Enchondrostotische Verknöcherung hat an zwei Punkten des Knorpel stattgefunden, die eine (O. pe.) in der Labyrinthregion, wo sie das Gehörorgan einschliesst (os petrosum), die andere (O. o. l.) in der Occipitalregion, deren Seitentheile sie ergriffen hat und so jederseits einen Gelenkhöcker zur Articulation des Schädels mit dem ersten Halswirbel bildet (occipitale laterale). Die bei den Anuren getrennten Ossa petrosa und occipitalia lateralia (Fig. 20 (O. pe u. O. o. l.) sind bei den Perennibranchiaten und Salamandrinen zu einem Knochenstück verschmolzen (Fig. 16).

Die Labyrinthregion bildet nach vorn den hinteren Abschluss der Orbita. An ihrer Uebergangsstelle in die Orbitalregion entsendet sie jederseits einen Fortsatz, den Quadratknorpel (C. qu.), welcher an seinem Ende eine Gelenkfläche zur Articulation für den Meckel'schen Knorpel des Unterkiefers trägt. Nahe an seinem Ursprung trennt sich vom Quadratknorpel eine nach vorn verlaufende und die Augenhöhle von Aussen begrenzende Knorpelspange, der Processus pterygoideus (C. pt.). Während dieser bei den geschwänzten Amphibien frei endet (Fig. 16 C. pt.), verschmilzt er bei den ungeschwänzten (Fig. 20 C. pt.) mit dem Ende des oben beschriebebenen Processus palatinus und entsteht hierdurch bei ihnen ein seitlich an die Schädelkapsel sich anschliessender vollständig geschlos-

---

1) Friedreich und Gegenbaur, l, c. S. 29.

sener Knorpelrahmen, zwischen welchem der häutige Boden der Augenhöhle ausgespannt ist.

An dem Gelenktheil des Quadratknorpels findet man eine ossificirte Stelle, die in den verschiedenen Abtheilungen der Amphibien eine verschieden grosse Ausdehnung erfahren hat (os quadratum). Am geringsten ist sie beim Axolotl (Fig. 16. O. qu.), am meisten bei den Salamandrinen (Fig. 5 u. Fig. 36 O. qu.) entwickelt, wo die Verknöcherung bis zum Petrosum reicht. Beim Frosch (Fig. 20 O. qu. j.) ist nun der vordere Theil der Gelenkfläche des Quadratknorpels verknöchert; der Knochen verlängert sich aber noch weiter nach vorn, in Form einer dünnen Spange, bis zum Anschluss an das Maxillare (os quadratojugale). Als Verknöcherungen des Gelenktheils des Quadratknorpels sind sie als Quadrata bezeichnet worden und Homologa der gleichnamigen Knochen der Fische.

Der hier geschilderte Fortsatz, der Quadratknorpel, lässt nach den einzelnen Ordnungen der Amphibien beträchtliche Verschiedenheiten in seiner Lage zum Schädel erkennen, Verschiedenheiten, welche für die Gestaltung des Kopfskelets von der grössten Bedeutung sind. Bei den auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehenden Amphibien, den Perennibranchiaten, ist der Fortsatz schräg nach vorn gerichtet, wie Abbildungen des Schädels von Siredon (Fig. 16), Menobranchus (Fig. 34), Siren lacertina (Fig. 6a) deutlich zeigen. Diese Stellung ist als die ursprüngliche zu betrachten; aus ihr ist die veränderte Stellung erstens bei den Derotremen und Salamandrinen (Fig. 5, 35, 36) und zweitens bei den Anuren (Fig. 20) herzuleiten. Bei ersteren ist der Quadratknorpel mehr quer zum Primordialcranium gestellt, bei letzteren ist er sogar schräg nach rückwärts gerichtet.

Mit dieser Verschiebung des Quadratknorpels steht eine Reihe weiterer Veränderungen im Zusammenhang, welche an anderen Theilen des Kopfskelets eingetreten sind. So wandert in gleichem Maasse, als sich die Spitze des Quadratknorpels nach hinten verlagert, auch die daselbst angebrachte Articulationsfläche für den Unterkiefer weiter rückwärts, ein Process, der bei den Anuren am weitesten gediehen ist, da bei ihnen das Unterkiefergelenk auf gleiche Höhe mit dem Occipitalsegment oder sogar hinter dasselbe zu liegen kömmt. Während ferner bei Axolotl der Unterkiefer und ihm entsprechend das Maxillare verhältnissmässig kurz sind, haben sich beide in

beträchtlichem Maasse bei den Salamandrinen und besonders den Anuren verlängert[1]). Die bei Axolotl schmale Mundspalte hat sich nach hinten bedeutend ausgedehnt.

Es sind dies eine Reihe von Veränderungen, die untereinander innig zusammenhängen und die, wie es mir scheinen will, hauptsächlich aus zwei mechanischen Momenten als abändernden Ursachen sich erklären lassen. Das eine Moment ist die grössere Entwicklung, welche der Augapfel bei den höheren Amphibien im Vergleich zu den niederen Formen gewonnen hat, das andere Moment ist die bei ersteren eingetretene Rückbildung des Visceralskelets.

Um den ersten Punkt recht zu würdigen, vergleiche man den Kopf eines Axolotl mit dem einer Salamandra maculata und eines Frosches, und man wird sofort den auffallenden Unterschied in der Grösse des Auges bei den genannten Thieren erkennen. Während bei Axolotl die Augen am Schädel weit nach vorn und im gleichen Niveau mit der Oberfläche des Kopfes liegen und wegen ihrer ganz besonderen Kleinheit die Aufmerksamkeit des Beobachters erregen, sind sie bei Salamandra maculata und noch mehr bei Rana mächtig entwickelt, und treten weit über die Schädeloberfläche hervor, deren Mitte sie einnehmen. Während dort das Spatium interorbitale aussergewöhnlich breit ist, ist es hier stark verschmälert und wegen der Prominenz der Augäpfel zu einer Grube umgestaltet. Da nun die stärkere Volumsentfaltung des Auges nach vorn nicht hat geschehen können, weil hier das sich gleichfalls mächtiger entfaltende Geruchsorgan auch Platz beansprucht hat, so wird der Bulbus bei seiner Vergrösserung hauptsächlich die hinter ihm liegenden Theile und mithin auch den Quadratknorpel verdrängt haben. Von noch grösserem Einflusse auf die Lageveränderung ist vielleicht das zweit angeführte Moment, die Rückbildung des Visceralskelets gewesen, denn eine so mächtige Umgestaltung wie diese muss auch auf die nächst gelegenen Theile abändernd eingewirkt haben.

Die Art und Weise, wie diese Factoren auf die Lage des Quadratknorpels eingewirkt haben, und den Grad ihrer Einwirkung habe ich nicht näher untersucht, doch dürfte ein näheres Eingehen auf die hier angeführten Veränderungen am Skelet und an den Organen

---

1) Man vergleiche Fig. 25 O. m. mit 5, Fig. 35, 36 und Fig. 20 O. m.

der verschiedenen Amphibienordnungen und eine genauere Untersuchung der die Veränderung bedingenden Momente zu interessanten Resultaten führen.

2. Die Belegknochen der Schädelbasis.

Der nach der Mundhöhle zu gewandten Fläche der knorpligen Schädelbasis, deren äussere Form und deren einzelne Verknöcherungen im vorhergehenden Kapitel besprochen wurden, liegt eine Anzahl von Deckknochen mehr oder minder locker auf. Dieselben lassen sich nach ihrer Lagerung zu einander in drei zusammengehörige Gruppen sondern. Die erste Gruppe begrenzt den Rand der Mundöffnung und wird jederseits von zwei Stücken, von einem Intermaxillare und einem Maxillare gebildet. Die zweite Gruppe liegt einwärts von ihr am Gaumen und besteht aus dem Vomer, Palatinum und Pterygoid. Die dritte Gruppe enthält nur einen einzigen unpaaren Knochen, das Parasphenoid, welches die Mitte der Schädelbasis einnimmt. Da die Knochen der ersten Gruppe und mehr oder minder auch diejenigen der zweiten Gruppe einen dem äusseren Mundrand parallel laufenden Bogen bilden, so wollen wir jene die Knochen des Oberkieferbogens, diese die Knochen des Gaumenbogens nennen.

a) Erste Gruppe. Knochen des Oberkieferbogens.

Von den Knochen des Oberkieferbogens liegen die Intermaxillaria in der Mitte und begrenzen somit den vorderen unterhalb der Nasenöffnungen gelegenen Rand der Mundhöhle. Beim Axolotl (Fig. 25 O. i), Landsalamander (Fig. 36 O. i) und Frosch (Fig. 20 O. i, Fig. 42 u. Fig. 37) stellen sie paarige Stücke vor, bei den Tritonen (Fig. 5, 40, 41 O. i.) sind sie in der Mittellinie verschmolzen und bilden somit einen einzigen unpaaren Knochen. Man kann sich jeden Zwischenkiefer aus drei in einer Linie zusammenstossenden Knochenlamellen zusammengesetzt denken. Von diesen verläuft die eine bei gewöhnlicher Haltung des Thierkörpers horizontal (Fig. 42 P. p.) und bildet die vordere Decke des Gaumengewölbes, sie steht senkrecht auf den beiden übrigen, welche ungefähr in einer Fläche liegen und von welchen die eine (P. d.) Lamelle nach abwärts, die andere (P. n.) nach oben gerichtet ist. Erstere trägt die Zähne, letztere liegt dicht unter dem äusseren Integument

dem Gesichtstheil des Primordialcranium auf und endet nach oben in einen langen Fortsatz (P. n.), der medianwärts die äussere Nasenöffnung begrenzt und somit zur Trennung der beiderseitigen Oeffnungen beiträgt. Da dieser Fortsatz nicht genau von der Mitte, sondern mehr medianwärts vom Knochen entspringt, so wird dieser durch ihn in zwei ungleiche Hälften getheilt. Wie die Knochen, so sind auch die Fortsätze bei den Tritonen in der Mittellinie zu einem Stücke verschmolzen (Fig. 40). Von den drei Lamellen bezeichne ich die zahntragende als Processus dentalis, die dem Gaumen aufliegende als Processus palatinus, die dritte ist von Cuvier und Dugès als Apophyse montante, von andern als Processus nasalis intermaxillaris beschrieben worden, eine Bezeichnung, die im Folgenden beibehalten wird.

An das Intermaxillare schliesst sich seitwärts unmittelbar das Maxillare (Fig. 43 u. 44 O. m, Fig. 38 u. 39, Fig. 5, 20, 25, 35, 36) an, welches in gleicher Weise wie ersteres von drei Knochenlamellen gebildet wird, von zwei in der Mundschleimhaut liegenden Lamellen, dem Processus palatinus (P. p.) und Proc. dentalis (P. d.) und von einer dem Integument angehörenden Lamelle. Die letztere ist sehr schmal, verlängert sich aber im vorderen Drittel des Knochens zu einem spitz zulaufenden Fortsatz (P. n.), welcher an das Nasale anstösst. Einestheils begrenzt dieser Fortsatz lateral die äussere Nasenöffnung wie der entsprechende Fortsatz des Intermaxillare es medianwärts thut, andererseits trägt er zur vorderen Umrandung der Orbita mit bei. Von einigen wird er als Processus frontalis, von anderen als Processus nasalis maxillaris bezeichnet, wie auch wir ihn wegen seiner Beziehung zum Nasale nennen werden. Während der Zwischenkiefer zu dem Primordialcranium in keine Beziehung tritt und von dem Ethmoidalknorpel, welcher hier einen tiefen Einschnitt besitzt, durch dicke Bindegewebslagen getrennt ist, liegt der Oberkiefer dem Primordialcranium zum grössten Theile auf (Fig. 43 u. 44 O. m.) und zwar ruht er auf dem Ethmoidalknorpel, auf dem verbreiterten Ende des Processus palatinus und eine Strecke weit auf der Aussenseite des vom Quadratknorpel entspringenden Processus pterygoideus. Dagegen reicht er bei Axolotl und den Salamandrinen nicht bis zu dem letztgenannten Knorpelfortsatz, sondern hängt durch eine straffe Bandmasse mit demselben zusamen (Fig. 25, 5, 35, 36). Der Oberkiefer lässt sich von dem Primordialcranium an macerirten Schädeln leicht abheben,

da er von ihm durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt ist. Bei einigen Amphibien wie bei Proteus und Menobranchus (Fig. 34) fehlt der Oberkiefer, bei andern wie bei Siren lacertina (Fig. 6ª O. m) ist er zu einem ganz kleinen zahnlosen Knöchelchen rückgebildet.

b) Zweite Gruppe. Knochen des Gaumenbogens.

Da die Knochen der zweiten Gruppe nach Zahl, äusserer Form und Lagerung bei den einzelnen Ordnungen der Amphibien ein sehr abweichendes Verhalten darbieten, halte ich eine getrennte Beschreibung für die einzelnen Arten erforderlich und gebe ich eine solche an erster Stelle von Siredon pisciformis und den ihm nächst verwandten Formen als den niedersten Repräsentanten der Amphibien.

Bei Siredon liegen jederseits drei Knochenstücke dem Gaumengewölbe auf. Mit ihren Enden aneinanderschliessend, bilden sie auf jeder Seite einen knöchernen Bogen, welcher dem Kieferbogen vollkommen parallel verläuft und nur durch einen schmalen Zwischenraum von ihm getrennt ist (Taf. I Fig. 25, O. v., O. p., O. pt.). Rückwärts reicht dieser Bogen bis zum Quadratknorpel, nach vorn endet er in einer geringen Entfernung von der Mittellinie, so dass ein Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Bogen übrig bleibt. Die zwei vordersten Knochenstücke sind längliche, dünne schmale Plättchen, welche auf ihrem äusseren Rand eine Knochenleiste mit Zähnen tragen. Das erste (O. v.) liegt der knorpligen Ethmoidalregion vollständig, das zweite (O. p.) nur mit seinem vorderen Theile auf. An der Stelle, wo beide Knochen sich treffen und durch Bindegewebe zusammenhängen und zwar nach aussen von ihnen, zeigt der Boden der Ethmoidalregion eine ovale Oeffnung, das innere Nasenloch (γ). Dasselbe füllt den geringen Abstand zwischen den genannten Knochen und dem nach Aussen parallel zu ihnen verlaufenden Maxillare vollkommen aus.

An das zweite Knochenstück der Gaumenreihe fügt sich durch fibröses Gewebe mit ihm fest verbunden, unmittelbar das dritte an (O. pt.). Vorn spitz zulaufend, verbreitert sich dasselbe nach hinten in zwei seitliche Schenkel, einen längeren äussern und einen kürzeren inneren. Der lamellenartige, etwas gekrümmte Knochen liegt mit seinem vorderen Theile dem nach vorn verlaufenden, vom Quadratknorpel entspringenden Processus pterygoideus (P. pt.) auf,

den er von unten her vollständig bedeckt. Mit seinen beiden hinteren Schenkeln stützt er sich auf den Quadratknorpel, dessen Gelenkfläche für den Unterkiefer er mit seinem Seitenschenkel erreicht. Das dritte Knochenstück trägt keinen Zahnbesatz. Durch Bandmasse hängt seine vordere Spitze mit dem hinteren Ende des Oberkiefers zusammen.

Die hier gegebene Darstellung stimmt mit den Angaben von Gegenbaur und Friedreich vollkommen überein, weicht dagegen von den Angaben Cuvier's[1]) und Owen's[2]) ab, die übereinstimmend jederseits nur zwei Knochenplatten beschreiben, von welchen auch die nach rückwärts gelegene auf ihrem vordern Theile Zähne tragen soll. Wahrscheinlich haben beide Forscher nur junge Thiere untersucht, was mir aus der von ihnen gegebenen Abbildung des Axolotlschädels hervorzugehen scheint. Wie später gezeigt werden soll, erklärt sich unter dieser Voraussetzung leicht die abweichende Angabe.

Die Knochen der Gaumenreihe der Amphibien werden, wenn sie in der Dreizahl jederseits vorhanden sind, von den vergleichenden Anatomen als Vomer, Palatinum und Pterygoid unterschieden, und werden wir die drei beschriebenen Knochenstücke weiterhin unter diesem Namen aufführen. Während es fest steht, dass die Gaumenreihe im Ganzen derjenigen der übrigen Wirbelthiere entspricht, so bedarf dagegen die Homologie der einzelnen Theile derselben in der Thierreihe noch einer eingehenderen Begründung. Wenn daher im Folgenden die Namen Vomer, Palatinum und Pterygoid gebraucht werden, so geschieht dies mit einem gewissen Vorbehalt, insofern durch diese Namen eine Homologie mit gleichnamigen Knochen der anderen Wirbelthierclassen ausgedrückt wird.

Im Anschluss an Siredon mögen hier noch die Gaumenknochen von drei weiteren Perennibranchiaten, von Siren lacertina, Menobranchus lateralis und Proteus anguineus, eine Besprechung finden. Zur Grundlage dienen derselben die Abbildungen und die Beschreibungen, welche Cuvier, Owen und Andere gegeben haben.

Bei Siren lacertina besteht die Gaumenbogenreihe jeder-

---

1) Cuvier, Recherches sur les ossemens fossiles T. V. Pars II. S. 415.
2) Owen, Odontography. S. 189.

seits nur aus zwei Knochen (Taf. I Fig. 6[a] O. v. O. p.)[1]). Dieselben liegen dem vorderen Theil des Gaumengewölbes auf, schliessen sich einer unmittelbar an den andern an und stellen zwei dünne Plättchen vor, deren gesammte Oberfläche von kleinen Zähnchen bedeckt ist (Fig. 6[b]). Das dritte Stück, welches bei Axolotl mit seinem hintern Rand an den Quadratknorpel sich anlehnt und als Pterygoid aufgeführt wurde, fehlt. Wahrscheinlich ist das Fehlen auf Rückbildung zurückzuführen. Ueber ihre Deutung drückt sich Cuvier mit Vorsicht aus: »Man würde sie«, sagt er, »für Spuren des Vomer und des Palatinum, oder, wenn man es vorzieht, des Palatinum und des Pterygoid halten können, aber er findet bei ihnen nicht genügend ausgesprochene Beziehungen. Owen deutet sie als Vomer und Pterygoid. Aus einem Vergleich mit dem Schädel von Siredon geht deutlich hervor, dass sie nur Vomer und Palatinum sein können, da für das Pterygoid, wie das Folgende noch mehr zeigen wird, die Beziehung desselben zum Quadratknorpel charakteristisch ist.

Die Schädel von Menobranchus (Taf. I Fig. 34) und Proteus zeigen viel Uebereinstimmendes. Bei beiden sind jederseits nur zwei Gaumenknochen wahrzunehmen (O. v. u. O. ptp.). Das vordere Paar liegt unmittelbar hinter den Intermaxillaria und trägt eine Reihe von Zähnen, welche der Kieferreihe parallel dicht hinter ihr einen zweiten Bogen bilden. Das zweite Knochenstück schliesst mit seinem vorderen Ende an das erste gleich an und reicht bis zum Quadratknorpel. In seinem vorderen Drittel trägt es eine Reihe von Zähnen, welche den Bogen der Gaumenzähne nach rückwärts vervollständigen. Cuvier[2]), Owen[3]), Hoffmann[4]) nennen das erste Stück Vomer, das zweite Pterygoid und lassen das Palatinum fehlen. Ob letzteres der Fall ist, bedarf einer näheren Prüfung. Denn zwischen dem ersten und zweiten Knochenstück ist kein leerer Zwischenraum vorhanden, wie man doch erwarten sollte, wenn das zwischen Vomer und Pterygoid bei Axolotl

1) Cuvier, Recherches sur les ossem. foss. T. V. Pars II. S. 424.
Owen, Odontography S. 183.
Vaillant, Anat. de la Sirène. Annal. d. scienc. nat. IV Serie. Zool. Band 18. 19. 1862—63.

2) Cuvier, Recherches sur les oss. foss. l. c. S. 428.

3) Owen, Odontog. S. 190.

4) Hoffmann, l. c. S. 31.

gelegene Palatinum fehlen würde. Das Pterygoid ist ferner bei den übrigen Amphibien stets zahnlos, während hier der letzte Knochen in seinem vorderen Abschnitte Zähne trägt. Diese beiden Momente bestimmen mich anzunehmen, dass das hintere der zwei Knochenstücke die Elemente des Pterygoids und des Palatinum enthält. Der zahnlose an den Quadratknorpel anstossende Theil ist, wie aus seiner charakteristischen Lage hervorgeht, das Pterygoid, der vordere Theil, weil zahntragend, ist das Palatinum. Ich unterscheide daher das Knochenstück als Pterygopalatinum von dem vor ihm liegenden Vomer. Dass diese Deutung eine richtige ist, werden später mitzutheilende entwicklungsgeschichtliche Thatsachen noch deutlicher zeigen.

Aus den vorgetragenen Befunden ergiebt sich für die Perennibranchiaten folgendes Gesammtresultat.

Die Gaumenreihe besteht jederseits aus drei Knochen, einem Vomer, einem Palatinum und einem Pterygoid. Dieselben bilden gemeinschaftlich einen Bogen, welcher dem Kieferbogen vollkommen parallel verläuft. Da Vomer und Palatinum Zähne tragen, entsteht ein den Kieferzähnen paralleler Bogen von Gaumenzähnen. Bei Proteus und Menobranchus bilden Palatinum und Pterygoid einen Knochen, ein Pterygopalatinum. Bei Siren ist das Pterygoid vollständig rückgebildet.

An die Perennibranchiaten schliessen sich, wie ich aus Beschreibung und Abbildung der oben erwähnten Autoren ersehe, die Derotremen Amphiuma, Menopoma, Cryptobranchus in ihren Skeletverhältnissen nahe an, unterscheiden sich aber von ihnen durch das Fehlen des rückgebildeten Palatinum. Zwischen Vomer und Pterygoid befindet sich daher am Gaumengewölbe eine Lücke und wird die den Kieferzähnen parallele Reihe Gaumenzähne nur von Vomerzähnen gebildet.

Von dem Gaumenskelet der niederen Amphibien muss das von ihm nicht unwesentlich verschiedene Gaumenskelet der Salamandrinen und Batrachier abgeleitet werden. Dasselbe bedarf in beiden Ordnungen wieder einer getrennten Besprechung, weil die eingetretenen Differenzirungen für beide in einer divergenten Richtung erfolgt sind.

Was zunächst die Salamandrinen betrifft, so lassen sich beim Landsalamander (Taf. I Fig. 36) wie beim Axolotl drei Knochenstücke auf jeder Seite des Gaumens nachweisen. Das erste

Knochenstück (O. v.) bildet eine breite dünne, nahezu quadratische Platte, welche die Ethmoidalregion fast vollständig bedeckt (Taf. I Fig. 23). Von seinen vier Rändern grenzt der äussere unmittelbar an den Processus palatinus des Zwischen- und des Oberkiefers; der concave Innenrand liegt in einiger Entfernung von der Mittellinie dem Parasphenoid (O. ps.) auf. Der hintere Knochenrand zeigt in seiner Mitte einen halbkreisförmigen Ausschnitt, welcher die vordere Umrandung der inneren Nasenmündung bildet. Der Vorderrand erreicht nicht den Anschluss an den Gaumenfortsatz des Intermaxillare und bildet mit dem Vorderrand seines Nachbars einen Bogen, der mit dem Zwischenkiefer einen ovalen durch Bindegewebe ausgefüllten Raum umgrenzt.

Von dem inneren hinteren Winkel der quadratischen Knochenplatte entspringt ein kurzer, schmaler, nach innen gekrümmter Fortsatz. Auf diesem wie längs des inneren Knochenrandes steht auf einer niedrigen Leiste eine Reihe kleiner zweispitziger Zähne.

An das hintere Ende des zuletzt geschilderten Fortsatzes schliesst sich der zweite Knochen (O. p.) der Gaumenreihe an. Wie jener bildet er einen schmalen auswärts gekrümmten Knochenstreifen, welcher der Seite des Parasphenoids aufliegt und Zähne trägt (Taf. I Fig. 24). Bei Betrachtung eines Schädels kann man ihn für die directe Verlängerung des Fortsatzes des ersten Knochens halten. Beginnt man indessen die Theile vom macerirten Cranium vorsichtig abzulösen, so überzeugt man sich leicht, dass es ein getrenntes Knochenstück ist.

Der dritte Knochen (O. pt.) hat ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks. Die Basis desselben ruht auf dem Quadratknorpel, die ihr gegenüberliegende Spitze (P. m.) ist nach auswärts gerichtet und mit dem Ende des Maxillare durch Bandmasse verbunden. Wegen dieser Verbindung lege ich dem vorderen Abschnitt des Knochens den Namen Processus maxillaris bei (Taf. I Fig. 27 P. m.). Wie bei Siredon ruht derselbe auf dem Processus pterygoideus des Primordialcranium.

Ueber die zwei zuerst beschriebenen Knochen bestehen abweichende Angaben in der Literatur. Der einzige Beobachter, dessen Angaben mit den unserigen vollkommen übereinstimmen, ist Rusconi[1]).

---

1) Rusconi, Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre S. 73—75.

Cuvier[1]) beschreibt nur das erste Knochenstück, das zweite mit ihm verbundene schlanke Knöchelchen muss ihm dagegen bei der Präparation entgangen sein, denn es fehlt auch, wie Rusconi richtig bemerkt, in seiner Darstellung des Schädels vom Landsalamander in seinen Ossemens fossiles. Die Gaumenzahnreihe ist hier viel zu kurz, da sie nur etwa die Länge des dem Knochenfortsatz angehörigen Theiles besitzt. Stannius[2]) erwähnt als ein die Anuren und Sozuren unterscheidendes Merkmal, dass erstere jederseits am vorderen Gaumentheil zwei Deckknochen, einen Vomer und ein Palatinum besitzen, dass bei den letzteren dagegen statt discreter Gaumenbeine und Ossa vomeris jederseits nur ein einziger unter dem Boden der Nasenkapseln gelegener Knochen, welchen er Palatinum nennt, vorhanden sei. Dieselbe Schilderung der Skeletverhältnisse findet sich in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs; nur wird das Palatinum hier als Vomer aufgeführt. Auch nach Huxley[3]) sollen nur den Batrachiern besondere Gaumenbeine zukommen, den Salamandrinen aber fehlen. — Nach der Art und Weise, wie wir die Verhältnisse geschildert haben, kann über die Deutung der einzelnen Knochen wohl kein Zweifel sein. Die beiden vorderen zahntragenden Stücke sind Vomer und Palatinum, der dritte an den Quadratknorpel angrenzende Knochen ist das Pterygoid.

Von dem Befunde beim Landsalamander lässt sich unmittelbar das Gaumenskelet der Tritonen (Taf. I Fig. 5) ableiten. Während bei diesen das Pterygoid (O. pt.) die gleiche Form und Lagerung wie bei Salam. mac. besitzt, findet man anstatt eines getrennten Vomer und Palatinum nur ein Knochenstück vor (O. vp.). Dasselbe besteht wieder aus einer dünnen quadratischen Platte (Taf. I Fig. 22.) An ihrem hinteren Rande trägt sie einen halbkreisförmigen Ausschnitt, die vordere Umgrenzung der inneren Nasenapertur. Mit ihrem äussern sowohl als auch mit ihrem vorderen Rande erreicht sie den Anschluss an die Gaumenfortsätze des Ober- und Zwischenkiefers, wodurch die beim Landsalamander beschriebene bindegewebige ovale Lücke zugedeckt wird und der vordere Theil der Mundhöhle eine vollständig knöcherne Decke erhält.

Vom innern hintern Winkel der Platte entspringt wieder ein

---

1) Cuvier, Recherches sur les oss. foss. l. c. S. 406.

2) Stannius, Handbuch der Anat. der Wirbelthiere. II. Buch S. 37.

3) Huxley, Handb. d. Anat. d. Wirbelthiere S. 152.

schmaler Fortsatz, der aber doppelt so lang als beim Landsalamander ist, ziemlich grad gestreckt nahe der Medianlinie nach rückwärts verläuft, dem Parasphenoid aufliegt und nahe der Basis des Pterygoids endet. Wenn man dies so eben beschriebene Skeletstück der Tritonen mit dem seine Lage einnehmenden Vomer und Palatinum des Landsalamanders vergleicht, so werden wir das Fehlen der schmalen Ossa palatina des letzteren und die grössere Länge des Fortsatzes aus einer eingetretenen Verschmelzung der beiden Skeletstücke ableiten müssen. In gleicher Weise hat Dugès[1]) diesen Knochen beschrieben und gedeutet, indem er ihm den Namen Vomero-Palatinum beilegte.

In der Ordnung der Salamandrinen hat das Palatinum bei Plethodon glutinosus (Taf. I Fig. 35) eine Rückbildung erlitten.

Das Gaumenskelet der Anuren (Taf. I Fig. 20), das uns jetzt noch zu schildern übrig bleibt, setzt sich wie bekannt, jederseits aus drei Knochen zusammen, einem Vomer, Palatinum und Pterygoid.

Der Vomer (O. v.) (Fig. 21) ist ein kleiner platter Knochen von sehr unregelmässiger Gestalt mit gezackten Rändern, der einwärts von der innnern Nasenöffnung liegt und wie bei den Tritonen zur vorderen inneren Umgrenzung derselben beiträgt und einen halbkreisförmigen Ausschnitt aufweist. Nach rückwärts und innen entsendet er einen sehr kurzen Fortsatz, welcher auf einer leistenförmigen Verdickung eine kleine Reihe von 4—7 Zähnen trägt.

Das Palatinum (O. p.) (Fig. 28) ist ein schmaler langgestreckter, dem gleichnamigen Knorpelbalken aufliegender Knochen. Da er wie dieser ganz quergelagert ist, stösst er mit seinem äusseren Ende an den Oberkiefer, mit seinem inneren Ende an das Parasphenoid. Ein Zahnbesatz fehlt ihm in den meisten Fällen.

Das Pterygoid (Fig. 26), von der Gestalt des griechischen Buchstabens λ, liegt wie bei Axolotl und Triton mit seinen kurzen Schenkeln dem Quadratknorpel, mit seinem langen Schenkel (Processus maxillaris) dem Pterygoidfortsatz des Primordialcranium auf. Seine vordere Spitze (P. m.) ist nach auswärts gekehrt und lehnt sich einestheils an den Oberkiefer an, anderntheils trifft sie das Aussenende des Palatinum und hängt mit beiden durch Bandmasse zusammen.

1) Dugès l. c. S. 158.

Wie aus der Untersuchung des Gaumenskelets der Salamandrinen und Anuren hervorgeht, finden sich in beiden Ordnungen die gleichen Knochentheile wie bei den Perennibranchiaten, aber in einer veränderten Anordnung wieder. Während sie bei Siredon einen Knochenbogen bilden, der den Kieferbogen wiederholt, und während dort der Vomer mit dem Palatinum und dieses mit dem Pterygoid zusammenhängt, ist bei den Salamandrinen und Anuren sowohl die bogenförmige Anordnung gestört, als auch sind die Verbindungen der drei Knochenstücke unter einander zum Theil gelöst, Veränderungen, die in einer nach den beiden Ordnungen verschiedenen Weise erfolgt sind. Bei den Salamandrinen nämlich ist der Zusammenhang von Vomer und Palatinum, bei den Anuren von Palatinum und Pterygoid erhalten. Eine für beide Ordnungen sehr charakteristische Lageveränderung hat das Pterygoid erlitten, indem es mit dem Processus maxillaris, seinem vorderen Ende, nach aussen gerückt ist und an den Oberkiefer anstösst. Bei einer vergleichenden Betrachtung dieser Verhältnisse wird man die bogenförmige Lagerung der Knochen als die ursprüngliche annehmen müssen, einmal weil die Perennibranchiaten die phylogenetisch ältere Stammgruppe sind und weil ausserdem die Salamandrinen und Anuren in ihrem Gaumenskelet Anknüpfungspunkte an Axolotl darbieten, erstere in der Verbindung des Vomer mit dem Palatinum, letztere in der Verbindung des Palatinum mit dem Pterygoid. Die Skeletverhältnisse bei den Salamandrinen und Batrachiern erscheinen mithin als nach verschiedener Richtung eingetretene Differenzirungen dieser ursprünglichen Anordnung.

Wenn wir nach den Ursachen dieser Veränderungen forschen, so scheinen sie mir in erster Reihe durch die bei den höheren Amphibien eingetretene voluminösere Gestaltung der Augenhöhlen veranlasst worden zu sein. Es wurde bereits früher das Zurückwandern des Quadratknorpels und der Articulationsfläche des Unterkiefers auf sie zurückgeführt. Da auf dem Quadratknorpel aber und dem von ihm entspringenden Processus pterygoideus das Pterygoid mit seinen drei Schenkeln aufliegt, so wird dasselbe hierbei mit seiner Spitze eine Wendung erleiden müssen. Dies wird um so mehr der Fall sein, als schon bei Axolotl wie bei den übrigen Amphibien die vordere Spitze des Pterygoids mit dem Ende des Oberkiefers durch ligamentöses Gewebe verbunden ist, daher ein

Ausweichen nur nach auswärts möglich ist, wenn das sich ausdehnende Auge mehr Raum beansprucht.

In der Verschiebung des Pterygoids erblicke ich die wichtigste Veränderung, welche in der Lage der Gaumenknochen eingetreten ist; denn auf sie lässt sich hauptsächlich auch die veränderte Stellung des Palatinum zurückführen, welches seine Lage entweder der Lage des Pterygoids anpassen oder seine Verbindung mit ihm ganz aufgeben muss. Ersteres ist bei den Batrachiern, letzteres bei den Salamandrinen eingetreten. Um dieses verschiedene Verhalten zu erklären, könnte man annehmen, dass vor Eintritt der Lageveränderung bei den Anuren die Verbindung von Pterygoid und Palatinum, bei den Salamandrinen dagegen von Palatinum und Vomer eine innigere gewesen sei. Es würde dann bei jenen das Palatinum eine Drehung erleiden müssen, indem das ursprünglich hintere Ende des Knochens dem Pterygoid nach aussen folgt, das vordere in gleichem Maasse vom Vomer sich entfernt. Dadurch wird ersteres zum äussern, letzteres zum inneren Ende des nun quer liegenden Palatinum. Die Stellung des Palatinum bei den Salamandrinen erklärt sich dagegen aus einer innigeren Verbindung mit dem Vomer. Indem letzterer sich vergrössert und aus seinem hinteren Ende der zahntragende Fortsatz hervorwächst, so wird das Palatinum durch denselben nach rückwärts verdrängt werden und auf gleiche Höhe mit dem Pterygoid zu liegen kommen. Ausser der Verschiebung des Pterygoids mag die voluminösere Gestaltung der Augenhöhlen und in gleichem Maasse auch diejenige der Nasenhöhlen, (Ein- und Rückwärtswandern der inneren Nasenöffnungen), von weiterem directen Einfluss auf die Lage des Vomer und Palatinum gewesen sein und mag hiermit namentlich ihre mediane Verlagerung bei den Salamandrinen zusammenhängen.

Nach diesen Erörterungen können wir von dem Gaumenskelet der Amphibien folgendes Bild entwerfen.

In allen Ordnungen der Amphibien besteht das Gaumenskelet aus je drei Knochen, einem Vomer, einem Palatinum, einem Pterygoid. Fast aus jeder Ordnung lassen sich einzelne Fälle von Verschmelzung zweier dieser Knochen unter einander anführen. So besitzen Proteus und Menobranchus ein Pterygopalatinum, die Tritonenarten ein Vomeropalatinum. Desgleichen kann auch einer der drei Knochen rückgebildet sein. So fehlt das Pterygoid bei Siren, das Palatinum bei den Dero-

tremen und bei Plethodon glutinosus. Die bogenförmige Anordnung der Gaumenknochen hinter dem Kieferbogen, wie sie bei den Perennibranchiaten sich erhalten hat, ist die ursprüngliche und lässt sich aus ihr die Verschiebung der Knochen bei den Derotremen, Salamandrinen und Anuren herleiten. Das ursächliche Moment für diese Veränderungen bildet die bei höheren Amphibien eintretende Volumszunahme der Augen- und der Nasenhöhlen, und ist vorzugsweise der erstere Umstand von Bedeutung, insofern durch ihn ein Zurückweichen des Quadratknorpels und eine Auswärtsdrehung der Spitze des Pterygoid hervorgerufen wird.

c) Dritte Gruppe. Parasphenoid.

In der Mitte des Oberkiefer- und des Gaumenbogens liegt ein einzelner unpaarer Knochen, das Parasphenoid (O. ps.), welches keiner der vorhergenannten Gruppen zugetheilt werden kann und daher eine getrennte Besprechung erfordert (Taf. I Fig. 5, 6^a, 20, 25, 34—36. Fig. 29. O. ps.). Durch dasselbe wird der Knochenbeleg an der Decke der Mundhöhle, deren grösster Belegknochen es ist, vervollständigt. Breit, platt und lang deckt es von dem Hinterhauptsloch an die Unterseite des Körpers des Primordialcranium bis zur Ethmoidalregion und bei Siredon pisciformis von dieser sogar noch ein grosses Stück. Das vordere Knochenende ist durch einen Einschnitt in zwei Spitzen getrennt. In der Labyrinthregion bemerkt man an ihm bei Siredon und den Salamandrinen zwei kleine seitliche Hervorragungen. Dieselben haben sich bei den Batrachiern zu zwei Fortsätzen vergrössert, welche den Quadratknorpeln aufliegen und dem Knochen eine charakteristische kreuzförmige Gestalt verleihen (Taf. I Fig. 20 O. ps.). Beim Landsalamander und den Tritonen ist das Parasphenoid auf seiner Unterfläche zum Theil vom Vomeropalatinum überlagert. Dem Knochen fehlt ein Zahnbesatz mit einziger Ausnahme von Plethodon glutinosus (Taf. I Fig. 35 O. ps.). Das breite und lange Parasphenoid ist hier, die vordere Spitze ausgenommen, über und über mit kleinen Zähnchen bedeckt.

3. Unterkiefer.

Gleich der Schädelkapsel setzt sich auch der Unterkiefer der Amphibien aus zwei Theilen zusammen, aus dem primordialen

knorpligen Kieferbogen und aus einzelnen secundär auf ihm zur Entwicklung gelangenden Deckknochen.

Der knorplige Kieferbogen besteht aus zwei Hälften, einem linken und einem rechten gebogenen Knorpelstabe (Meckel'scher Knorpel), dessen Gelenkende man als proximales und dessen nach der Unterkiefermitte zu gelegenes Ende man als distales bezeichnet. Bei Amphibien, deren knorpliger Unterkiefer noch vollkommen entwickelt ist, stossen die distalen Enden in der Mitte zusammen und sind hier durch straffe Faserzüge zu einer Symphyse verbunden; bei einem anderen Theile, deren Primordialskelet weiter rückgebildet ist, erreichen sie nicht mehr die Mitte, sind verdünnt und rudimentär und knöcherne Theile sind an ihre Stelle getreten. Wie wir an dem Primordialcranium nach Ablösung der Belegknochen einzelne in den Knorpel eingelagerte Ossificationen vorfanden, so zeigt dergleichen auch der knorplige Unterkiefer an zwei Stellen, eine Ossification am distalen und eine andere am proximalen Ende. Die erstere beschränkt sich immer nur auf eine kleine oberflächliche Partie des Knorpels und verschmilzt meist mit dem ihr aufliegenden Deckknochen. Die zweite Ossification dagegen dehnt sich bei einzelnen Arten auf den ganzen Gelenktheil des Knorpelstabs aus und bildet dann einen besonders benannten Knochen, das Articulare des Unterkiefers.

Dem Knorpelstab liegen bei einzelnen Arten drei, bei andern nur zwei Deckknochen auf. In der Vergleichung derselben bei verschiedenen Species und in ihrer Benennung weichen die früheren Untersucher vielfach von einander ab, was zum Theil mit der Art und Weise zusammenhängt, in der sie bei der Deutung und Benennung der Knochenstücke verfahren sind. Die meisten haben nämlich den Unterkiefer der Amphibien mit demjenigen der Reptilien verglichen und die Verhältnisse bei diesen als Grundlage für eine Vergleichung und darauf basirte Namengebung benutzt. Da nun der Unterkiefer der Reptilien jederseits aus fünf Deckknochen, aus einem Dentale, Angulare, Supraangulare, Complementare und einem Operculare besteht, der Unterkiefer der Amphibien aber nur zwei und in einzelnen Fällen drei Deckknochen besitzt, so hat man die geringere Anzahl entweder aus einem Fehlen einzelner oder aus einer eingetretenen Verschmelzung mehrerer Stücke zu erklären versucht. Namentlich hat Dugès in der geschilderten Weise seine Namen gewählt und hierbei eine Art der Beweisführung aufgestellt,

welche bei der Bestimmung von Knochenhomologieen zu grosser Willkür veranlassen kann und daher nicht unbeachtet gelassen werden darf. Dugès unterscheidet nämlich zwei Arten von Verschmelzung, durch welche aus mehreren ein einfaches Knochenstück entstehen kann: eine Fusion secondaire und eine Fusion primordiale. Bei der Fusion secondaire sollen die später miteinander verschmelzenden Knochen in der embryonalen Entwicklung noch als getrennte Stücke nachweisbar sein. Bei der Fusion primordiale dagegen soll dies nicht der Fall sein. Hier soll ein Knochen, der durch seine Beziehungen und seinen Gebrauch augenscheinlich der Repräsentant mehrerer ist, als ein Stück angelegt werden und soll dies daher rühren, dass von den verschiedenen Ossificationen, aus welchen sich der zusammengesetzte Knochen eigentlich entwickeln müsste, eines sich rascher entwickelt und die anderen in den Verknöcherungsprocess hineinzieht, bevor sie als distincte Theile haben wahrgenommen werden können. Wenn die Möglichkeit einer solchen embryonalen Abkürzung der Entwicklung auch eingeräumt werden muss, so liegt es doch auf der Hand, dass im speciellen Falle bei der Lösung irgend einer vergleichend anatomischen Frage mit der Anwendung dieses Princips vorsichtig zu Werke gegangen werden muss. Eine Fusion primordiale darf nur dann angenommen werden, wenn eine Reihe anderweitiger anatomischer Gründe uns in einem embryonal einfach angelegten Knochenstück den Repräsentanten einer grösseren Anzahl Knochen erblicken lässt. Diesen Nachweis ist uns aber Dugès schuldig geblieben, da er seine nach diesem Princip ertheilten Namen nie näher zu begründen versucht hat, so dass auch von einer Widerlegung derselben Abstand genommen werden kann.

Was die Benennung der Knochenstücke des Unterkiefers der Amphibien betrifft, so halte ich mich an die von Gegenbaur, Huxley und andern angewandten Namen. In wie weit dieselben aber gleichlautenden Knochen der Reptilien entsprechen, und in wie weit überhaupt der Unterkiefer der letzteren in seiner Zusammensetzung auf den Unterkiefer der Amphibien zurückgeführt werden kann, bedarf noch einer genaueren Untersuchung. Im Folgenden wird es allein unsere Aufgabe sein, die Verschiedenheiten in den einzelnen Ordnungen der Amphibien kennen zu lernen und zu erklären. Ich beginne mit Siredon als einer der phylogenetisch ältesten Amphibienformen, da auch hier die Kenntniss von der Zusammen-

setzung seines Unterkiefers eine Grundlage für weitere Vergleichung darbietet.

Bei Siredon ist (Taf. I Fig. 7 u. 8) der primitive Knorpel des Unterkiefers, der sogenannte Meckel'sche Knorpel, in ganzer Ausdehnung von der Articulation am Quadratum bis zur medianen Verbindung erhalten und bildet einen dicken nahezu drehrunden Stab, welcher an seinen beiden Enden je eine kleine verknöcherte Stelle aufzuweisen hat. Am proximalen kolbig verdickten Ende besitzt er eine gewölbte Gelenkfläche zur Articulation in der Gelenkgrube des Quadratum. Drei Knochen liegen auf seiner Oberfläche als Deckstücke, vom Knorpel, gegen welchen sie an Volum sehr zurücktreten, durch eine Bindegewebsschicht getrennt und daher leicht von ihm abhebbar. Die grösste Knochenplatte bedeckt fast die ganze äussere Seite des Knorpelstabes. (O. d.) In der vorderen Hälfte ihres oberen Randes trägt sie eine Reihe dicht aneinander stehender Zähne. Das zweit grösste Knochenstück (O. a.) liegt an der Innenseite des Meckel'schen Knorpels und bedeckt die proximalen zwei Drittel desselben. Es ist zahnlos und bildet ein stumpfwinkliges Dreieck, dessen stumpfer Winkel nach oben gewandt ist, und dessen breite Basis an den unteren Rand des zuerst beschriebenen Stückes stösst. Der dritte Knochen (O. o.) liegt in der Mitte des Knorpelstabes dem distalen Ende etwas genähert in der Mundschleimhaut als ein schmaler Streifen, welcher den noch frei gelassenen Raum zwischen dem oberen Rand des ersten und dem oberen vorderen Rand des zweiten Deckstückes ausfüllt. Auf seiner Oberfläche trägt er mehrere Reihen von Zähnen. Das äussere Belegstück nennt man Dentale, das innere zahntragende Stück Operculare (Spleniale, Owen, Dentale internum, Huxley), das am Kieferwinkel gelegene dreiseitige Stück Angulare.

Bei Triton und Salamandra maculata (Taf. I Fig. 17 u. 19) ist der Meckel'sche Knorpel theilweise rückgebildet, so dass er nicht mehr die Unterkiefersymphyse erreicht. Sein kolbig verdicktes Gelenkende fand ich bei einem der grössten von Salamandra maculata untersuchten Exemplare vollkommen verknöchert (O. ar.). Zwei knöcherne Stücke scheiden den Meckel'schen Knorpel bis auf sein Gelenkende vollkommen ein. Das grösste (O. d.) derselben liegt an der Aussenseite. In seiner vorderen Hälfte bildet es eine Röhre, in welche das dünne Ende des Meckel'schen Knorpels eine Strecke eindringt und zugespitzt endet. Nach der Unterkiefersymphyse zu

geht die Röhre in ein vollkommen solides Knochenstück über, welches durch Bandmasse mit demjenigen der anderen Seite verbunden ist. Der obere Rand des Knochens erhebt sich in den vorderen zwei Dritttheilen in einen dünnen Fortsatz, an dessen Innenwand eine Reihe kleiner Zähne festsitzt. Der hintere Theil des Knochens bildet einen Halbkanal, welcher das proximale Ende des Meckel'schen Knorpels von unten und aussen einscheidet. Der knöcherne Halbkanal wird durch das zweite Knochenstück (O. a.) geschlossen, welches in Form und Lage vollständig dem Angulare von Axolotl entspricht, somit den Meckel'schen Knorpel von Innen bedeckt. Auf seiner äusseren Fläche befindet sich eine rinnenförmige Vertiefung, in welcher das Gelenkende des Knorpels liegt. In dem Falle, wo dasselbe bei Salamandra maculata verknöchert war, (Taf. I Fig. 17 O. ar.) liess es sich noch vollkommen glatt vom Angulare trennen. Bei einem Exempler von Triton cristatus dagegen, das gleichfalls ein Os articulare besass, war dasselbe gleichzeitig mit dem Angulare verschmolzen (Taf. I Fig. 19 O. ar.). Bei einem Vergleich der Unterkiefer von Salamandra und von Axolotl untereinander vermisst man das dritte Knochenstück, das Operculare. Die Entwicklungsgeschichte wird uns später zeigen, dass bei Larven dasselbe ursprünglich vorhanden ist, sich aber weiterhin völlig zurückbildet und daher in keinem der vorgenannten Knochenstücke mit enthalten ist[1]).

Im Unterkiefer von Rana esculenta (Taf. I Fig. 9—12) lässt sich der Meckel'sche Knorpel noch in ganzer Ausdehnung von der Articulation am Quadratknorpel bis zur Unterkiefersymphyse nachweisen. Von dem kolbenförmig verdickten Gelenkende an allmählich sich verdünnend wird der Knorpel in seiner Mitte zu einem zarten drehrunden Stab, welcher leicht bei der Präparation abreisst; weiter nach vorn verbreitert er sich wieder in der Richtung von oben nach unten, während er von aussen nach innen plattgedrückt ist, und nimmt so eine bandförmige Gestalt an. Das verdünnte Symphysenende lässt sich nicht isolirt darstellen, da es ringsum von

---

1) Um die Art und Weise, wie Dugès bei der Deutung der Knochen verfahren ist, zu illustriren, sei hier erwähnt, dass er das Angulare der Salamandrinen aus dem Articulare, Angulare, Operculare und Complementare der Reptilien, sowie das Dentale aus dem Supraangulare und Dentale derselben zusammengesetzt sein lässt.

einer sehr dünnen Knochenlamelle fest umschlossen wird. In der Peripherie dieses Knorpelstabes liegen zwei Deckknochen. Der kleinere Knochen, das Dentale, liegt auf der Aussenseite, wo er vom distalen Ende bis etwas über die Mitte des Knorpels hinausreicht. Er bildet eine dünne sehr biegsame Lamelle bis auf sein vorderes zur Bildung der Unterkiefersymphyse mit beitragendes Ende, welches ein dickeres kurzes säulenartiges Knochenstückchen ist. Dasselbe ist in seinem Innern hohl und nimmt hier das verdünnte Ende des Meckel'schen Knorpels auf, welches aus seinem distalen Ende als abgerundetes Köpfchen hervorschaut und so die Unterkiefersymphyse mit bilden hilft. Dem Dentale der Frösche fehlt der bei Siredon und den Salamandrinen vorhandene Zahnbesatz [1]).

Das zweite Deckstück (Fig. 9 O. a. u. Fig. 12), welches an der Innenseite des Knorpels vom Gelenkende bis zum vorderen Drittel liegt und hiernach als Angulare zu deuten ist, übertrifft das Dentale an Grösse und Dicke bedeutend. Seine dem Knorpel zugewendete Seite ist zur Aufnahme desselben rinnenförmig ausgehöhlt. Ein wenig vor der Gelenkfläche des Unterkiefers bildet der Knochen einen oben über dem Knorpel vorspringenden stumpfwinkligen Fortsatz, der Muskeln zum Ansatz dient (Processus coronoideus). Von der oben beschriebenen Rinne ist der Fortsatz durch eine horizontal verlaufende Leiste getrennt. In seinem proximalen verdickten Theile enthält das Angulare eine mit zahlreichen Fettzellen und lymphoiden Zellen (Knochenmark) angefüllte Höhle. Ein dritter Belegknochen, ein Operculare, fehlt bei den Anuren in gleicher Weise wie bei den Salamandrinen.

---

1) Von der hier gegebenen Darstellung weichen Dugès, Parker und Ecker in einem Punkte ab. Sie beschreiben nämlich das Symphysenende des Dentale als ein gesondertes solides Knochenstück und betrachten es als den vordersten ossificirten Theil des Meckel'schen Knorpels. Dugès nennt das Stück Dentale, indem er den übrigen Theil unseres Dentale als Supraangulare deutet, Parker nennt es Mento-Meckelian bone, Ecker lässt es unbenannt. Als ein isolirter Knochen kann es nicht aufgeführt werden, da es mit dem lamellenartigen Theil des Dentale continuirlich zusammenhängt. Wie dieser ist es hauptsächlich im Bindegewebe perichondrostotisch entstandenes Knochengewebe, welches das Ende des Meckel'schen Knorpels röhrenartig umwachsen hat. Mit diesem ist eine unbedeutende enchondrostotische Verknöcherung verschmolzen, welche wie bei Siredon, so auch beim Frosch am distalen Ende des Meckel'schen Knorpels in seiner Oberfläche aufgetreten ist.

Bei allen Amphibien besteht also der Unterkiefer, um das in dem Abschnitt Gesagte noch einmal kurz zusammenzufassen, aus einem Knorpelstab und ihm aufliegenden Deckknochen. Bei den Perennibranchiaten (Siredon, Siren etc.) finden sich deren drei, ein Dentale, Operculare und Angulare, bei den Salamandrinen und Anuren dagegen nur zwei, indem das Operculare sich rückgebildet hat. Während das Angulare nie Zähne trägt, besitzen solche in der Regel das Dentale und Operculare. Das Gelenkende des Meckel'schen Knorpels kann zu einem selbständigen Knochenstück (Os articulare) ossificiren (Triton, Salamandra). Eine zweite Knorpelossification von geringerer Ausdehnung findet man gewöhnlich noch an seinem distalen Ende vor. Während der Primordialknorpel bei Siredon in nahezu gleicher Stärke in seiner ganzen Länge erhalten ist, zeigt er sich bei den Anuren und Salamandrinen schon mehr rückgebildet. Die Rückbildung beginnt am distalen Ende. Dasselbe wird vom Dentale röhrenförmig umwachsen, verdünnt sich mehr und mehr und weicht von der Unterkiefersymphyse nach hinten zurück, indem ein solides knöchernes Stück an seine Stelle tritt.

4. Histologische Zusammensetzung des Primordialcranium und der Schädelknochen.

Der anatomischen Schilderung des Mundhöhlenskelets mögen einige histologische Bemerkungen über das Knorpel- und Knochengewebe des Amphibienschädels folgen.

(Knorpel). Der Knorpel des Primordialcranium enthält grosse, runde oder ovale Zellen, welche in einer verhältnissmässig geringen Menge hyaliner Grundsubstanz eingebettet sind. Nach dem Perichondrium nimmt die Zwischensubstanz an Masse ab und vermehrt sich die Anzahl der Zellen. Dieselben haben an Grösse abgenommen, sind scheibenförmig plattgedrückt und liegen mit ihrer flachen Seite der Knorpeloberfläche parallel. Ein Befund, welchen mir der Knorpel der Schädelbasis von Pelobateslarven mit vier Beinen und Schwanzstummel sowie auch hie und da Durchschnitte durch den Unterkieferknorpel erwachsener Thiere boten, scheint mir von besonderem Interesse zu sein, weil er auf die Art und Weise, in welcher im Knorpel die Ernährung der Elementartheile ermöglicht wird, einiges Licht wirft (Taf. I Fig. 13 u. 14). Die Knorpelzellen fand ich hier durch ein System ausserordentlich zahlreicher

feinster Kanälchen unter einander verbunden. Anordnung und Verlauf derselben ist ein höchst charakteristischer. Die Kanälchen entspringen nämlich nicht gleichmässig von allen Punkten der Zellenperipherie, um sich allseitig zu verbreiten, sondern entspringen bündelweise meist von zwei entgegengesetzten Seiten der Zelle und zwar jedesmal von derjenigen Seite, welche dem Perichondrium parallel ist. Jedes Kanälchen hat seine eigene Einmündungsstelle in die Zelle und verästelt sich oder anastomosirt mit einem benachbarten nur in seltenen Fällen. Die von einer Zellenseite entspringenden Kanälchen verlaufen in einer zur Knorpeloberfläche senkrechten Richtung dicht nebeneinander in gerader Linie zur nächsten Zellenhöhle, in welche sie einmünden. Indem auf der entgegengesetzten Seite dieser Zelle wieder ein ähnliches Bündel entspringt, entstehen Streifen aus zahlreichen parallelen Kanälchen zusammengesetzt, welche von Perichondrium zu Perichondrium den Knorpel der Schädelbasis durchsetzen und in welche in bestimmten Entfernungen Knorpelzellen eingeschaltet sind. Das eben beschriebene Bild verliert an Regelmässigkeit, indem von einzelnen Zellen auch Bündel von Kanälchen in schräger Richtung zu den erwähnten Streifen verlaufen und in seitlich liegende Zellen einmünden. In der Mitte des Knorpels, in welcher die Intercellularsubstanz eine reichlichere ist, sind die Kanälchen minder deutlich wahrzunehmen, oft nur in der nächsten Umgebung der Zellen und sieht man hier häufiger gablige Theilungen als in den dem Perichondrium näher liegenden Knorpelschichten.

Wie aus diesen Befunden hervorgeht, besteht im Knorpel ein wie im Knochen reich entwickeltes System feinster Kanälchen, welches die Zellen untereinander und mit dem Perichondrium in Verbindung setzt und hierdurch den Transport von Nahrungsstoffen von der mit Gefässen umsponnenen Oberfläche des Knorpels zu dem Innern desselben vermittelt. Diese und ähnliche [1]) am Knorpelgewebe

---

1) Ein ähnliches nicht minder reichliches Kanalnetz habe ich schon in einer früheren Arbeit (Ueber die Entwicklung und den Bau des elast. Gewebes im Netzknorpel. Archiv f. mikrosk. Anat. Band IX) im elastischen Netzknorpel des Ohres beschrieben und dort zugleich die Fälle zusammengestellt, in welchen Kanälchen oder Andeutungen solcher in den Knorpeln verschiedener Thiere von einer Anzahl Beobachter beschrieben worden sind. Denselben kann ich noch zwei Fälle eigener Beobachtung anschliessen. Durch ein sehr reichliches Netz fand ich die Zellen in dem Unterkieferknorpel von

anderer Thiere gemachten Beobachtungen, die wahrscheinlich leicht noch bei einer besonders darauf gerichteten Untersuchung sich werden erweitern lassen, sind geeignet uns zur Annahme zu bestimmen, dass überhaupt in jedem Knorpel ein System intercellulärer Gänge besteht. Ein solches scheint mir nicht minder aus physiologischen Gründen angenommen werden zu müssen, da albuminöse Stoffe und Fette die oft sehr dicke Intercellularsubstanz bei ihrem schweren Diffusionsvermögen nicht wohl durchdringen können. Die Ernährung der Knorpelzellen erfordert also besonders vorgebildete Wege zum Austausche der Nahrungstoffe. Dieser Ueberlegung und den damit übereinstimmenden ziemlich zahlreichen Beobachtungen gegenüber können die negativen Befunde bei der Untersuchung eines Knorpels nicht in die Wagschale fallen, da Feinheit der Kanälchen, Gleichartigkeit des Lichtbrechungsvermögens eine Unterscheidung sehr leicht unmöglich machen kann. An entkalkten Zähnen und Knochen sind ja die Kanälchen, wenn sie einigermaassen fein sind, mit unseren optischen Hülfsmitteln auch nicht mehr wahrzunehmen.

(Knochen). Die Verknöcherungen des Primordialcranium (Ethmoid, Occip. laterale, Petrosum, Quadratum und Articulare) übergehe ich hier, indem ich später genauere Untersuchungen über sie mitzutheilen gedenke, und wende mich gleich zur histologischen Zusammensetzung der Belegknochen. Besonders bemerkenswerth erscheint mir hier die geringe morphologische Individualisirung derselben, welche sich in mehreren Punkten ausspricht. So vermisst man an denselben ein besonderes Periost, indem der Knochen an seiner Peripherie in das umgebende Bindegewebe continuirlich übergeht. Sein Rand ist meistens fein ausgezackt; die Zacken verlieren plötzlich ihre homogene Beschaffenheit und gehen in fibrilläres Gewebe über. Mit dem Periost fehlt zugleich auch eine zusammenhängende Osteoblastenschicht. Nur hie und da trifft man eine isolirte Zelle dem Knochenrand anliegen und mit Ausläufern in ihn eindringen. Dieselbe unterscheidet sich aber

---

älteren Haiembryonen untereinander in ähnlicher Weise wie bei Pelobates in Verbindung stehen. In den unteren und oberen Bogenstücken der Wirbelsäule des Störs sah ich von einzelnen Knorpelzellen lange Ausläufer die sehr reichliche Intercellularsubstanz durchsetzen und an die im Knorpel sich vorfindenden elastischen Fasern quer ansetzen, in einer Weise, wie es im Netzknorpel mancher Thiere stattfindet.

in Nichts von einer anderen Bindegewebszelle. Eine weitere Eigenthümlichkeit der Amphibienknochen ist das Fehlen der Haversischen Kanäle[1]) in denselben, so dass die ganze Ernährung von der Knochenoberfläche aus geschehen muss. Nur in einzelnen Knochen wie im Angulare des Unterkiefers, im Maxillare und Intermaxillare findet sich im Inneren ein grösserer Markraum vor, der mit Fettzellen und mit lymphoiden Zellen erfüllt ist und wenn ich es auch nicht beobachtet habe, so doch höchst wahrscheinlich Blutgefässe enthalten wird. Was den Bau des Knochengewebes selbst anbetrifft, so sind Knochenkörperchen im Allgemeinen nur spärlich vorhanden und hängen durch feine sich verästelnde Ausläufer untereinander zusammen. Die Grundsubstanz des Knochens ist nicht vollständig homogen, indem man zwischen den Zellen zahlreiche Pünktchenkreise von verschiedener Grösse wahrnimmt (Taf. V Fig. 7). Die meisten besitzen die Grösse eines Knochenkörperchens. Nach Färbungen in Haematoxylin oder Carmin treten sie, da sie sich geringer färben als die homogene Substanz, etwas schärfer hervor. Ein Schnitt gewinnt hierbei ein etwas maschiges Aussehen, wobei die Lücken durch die erwähnten Pünktchenkreise gebildet werden. Man findet diese Pünktchenkreise bei verschiedenen Knochen und an verschiedenen Stellen desselben Knochens in wechselnder Menge. Sie können nichts anderes als die Durchschnitte von Bündeln von Bindegewebsfibrillen sein, die weniger als das umgebende Gewebe sclerosirt, vielleicht auch nicht verkalkt sind.

Wie aus diesen Befunden hervorgeht, steht das Knochengewebe der Amphibien, ich möchte sagen, auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als dasjenige der höheren Wirbelthiere. Dies zeigt sich sowohl in dem Vorherrschen von bindegewebigen Bestandtheilen in der Grundsubstanz, als auch besonders in der geringen morphologischen Individualisirung der einzelnen Knochen: in dem Mangel besonderer zur Ernährung der centralen Partieen bestimmter Haversischer Kanäle, in dem Mangel einer das Wachsthum des Knochens vermittelnden Osteoblastenschichte und in dem Mangel einer blutgefässreicheren Gewebsschichte, des Periostes, durch welches der höher differenzirte Knochen der Säugethiere von den umgebenden Bindegewebsschichten als ein besonderes Organ schärfer sich absetzt.

1) Auf diesen Punkt macht Leydig aufmerksam. Anatomisch histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien. S. 105.

Zweiter Abschnitt.

Das Zahnsystem der Amphibien[1]).

Hierzu Tafel I, II und III.

Eine vergleichende Betrachtung des Zahnsystems der Wirbelthiere zeigt uns, dass dasselbe bei den Amphibien auf einer tieferen Entwicklungstufe steht, als bei den Reptilien und Säugethieren und selbst bei einer grossen Anzahl von Knochenfischen. Dieser geringere Grad der Ausbildung tritt uns in dreifacher Beziehung entgegen: 1) in der Form der Zähne, 2) in ihrer Befestigung, 3) in ihrer Verbreitung und Anordnung. Die Form der Zähne ist bei den Amphibien durchweg eine sehr gleichartige und zugleich sehr wenig abgeänderte, eine einfache kegelförmige Spitze, welche sich der Urform des Zahnes, wie später gezeigt werden soll, am meisten nähert, während bei den Fischen die Form der Zähne die grössten Verschiedenheiten in Anpassung an die verschiedensten Le-

1) Cuvier, Recherches sur les ossemens fossiles Tome V. Abth. II.
Cuvier, Leçons d'anatomie comparée Tome III.
Meckel, System der vergleich. Anatomie Tome IV. S. 18.
Owen, Odontography.
Leydig, Anatomisch histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1853. S. 40—41.
Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere 1857.
Leydig, Ueber die Molche der würtembergischen Fauna. Archiv für Naturgeschichte. 1867.
Sirena, Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. Verhandlungen der Physic. Medic. Gesellschaft in Würzburg. 1871.
Heinecke, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 23. 1873.
Peters, Ueber die Batrachier-Gattung Hemiphractus. Monatsbericht der Königlichen Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1862. S. 144.

bensbedingungen aufweist. Die Befestigung der Zähne, insofern sie durch eine feste Verwachsung mit den Skeletknochen bewirkt wird, zeigt gleichfalls ein primitives Verhalten bei den Amphibien, während bei den Knochenfischen und Reptilien zum Theil auch hier schon Differenzirungen wie lockere Befestigung, Alveolenbildung etc. stattgefunden und die ursprünglicheren Verhältnisse verwischt haben. In der Verbreitung und Anordnung der Zähne endlich schliessen sich die Amphibien an die Knochenfische an und haben uns in der Bezahnung ausgedehnter Strecken der Mundschleimhaut Zustände erhalten, die bei den höheren Classen der Wirbelthiere im Laufe der phylogenetischen Entwicklung sich rückgebildet haben, aber auch bei ihnen aus vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Gründen vorausgesetzt werden müssen.

Je mehr aus diesen Umständen, die in den folgenden Seiten ihre weitere Begründung finden werden, dem Zahnsystem der Amphibien eine sehr niedrige Stellung zugewiesen werden muss, eine um so grössere Bedeutung gewinnt dasselbe für den Untersucher, insofern sich aus diesen einfachen Zuständen complicirtere Einrichtungen herleiten lassen. Daher habe ich mir auch eine möglichst genaue Kenntniss von anscheinend unwichtigeren Verhältnissen zu verschaffen gesucht, weil solche bei vergleichender Betrachtung oft eine nicht geringe Bedeutung erlangen.

Die Untersuchung des Zahnsystems der Amphibien lässt sich in vier Theile gliedern, von welchen der erste die Vertheilung und Anordnung der Zähne auf dem Skelet der Mundhöhle, der zweite die äussere Form, Befestigung und gewebliche Zusammensetzung des Einzelzahns, der dritte den Zahnwechsel (Ersatz und Resorption), und der vierte die allgemeinen Resultate behandelt.

1. Vertheilung und Anordnung der Zähne auf den Knochen der Mundhöhle.

So übereinstimmend und gleichartig im Allgemeinen die Form und Befestigung der Zähne bei einzelnen Amphibienarten beschaffen ist, eine so grosse Verschiedenheit zeigt sich in der Vertheilung und in der Anordnung derselben auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle.

Wenn wir zunächst die Vertheilung der Zähne untersuchen, so findet man Amphibienarten, bei denen fast jeder Knochen

der Mundhöhle Zähne trägt, sowie andererseits vollkommen zahnlose Arten. Zwischen beiden stehen Formen, deren Knochen in verschiedener Combination mit einem Zahnbesatz ausgerüstet sind. Die reichste Bezahnung besitzen im Ganzen genommen die älteren Amphibienordnungen, die Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandrinen, die geringste dagegen die Batrachier.

Bei den Perennibranchiaten (Taf. I Fig. 25 u. 8) finden sich in der Regel Zähne auf dem Intermaxillare und Maxillare, auf Vomer und Palatinum (Pterygopalatinum), auf dem Dentale und Operculare des Unterkiefers, so dass vom Mundskelet nur das Pterygoid, das Parasphenoid und das Angulare unbezahnt bleiben. Dasselbe gilt für die Salamandrinen (Taf. I Fig. 5 u. 36), davon abgesehen, dass mit dem Mangel eines Operculare auch die Opercularzähne fehlen und dass hier bei einer Species bei Plethodon glutinosus (Taf. I Fig. 35) das sonst stets zahnlose Parasphenoid reich bezahnt ist. Bei den Batrachiern (Taf. I Fig. 20) ist der Zwischen- und Oberkiefer, sowie der Vomer gewöhnlich zahntragend; nur bei einer Species bei Hemiphractus findet sich eine reichere Bezahnung, indem hier sowohl das Palatinum als auch der Unterkiefer wie bei den Salamandrinen mit Zähnen besetzt ist, eine durch die Untersuchungen von Peters festgestellte, aber wie es scheint, noch wenig bekannt gewordene Thatsache[1]). Von dem hier als Regel aufgestellten Befunde kommen die verschiedensten Abweichungen in jeder der genannten Gruppen vor. So besitzt von den Perennibranchiaten Siren (Taf. I Fig. 6) keine Zähne auf dem Maxillare, Intermaxillare und Dentale, sondern anstatt derselben eine Hornscheide. Bei Proteus und Menobranchus (Taf. I Fig. 34) fehlen die Oberkieferzähne sammt den sie tragenden Knochen. Ein gleiches gilt für das Palatinum bei den Derotremen. Die grösste Variabilität in dem Vorhandensein der Zähne auf den einzelnen Knochen (auf dem Maxillare, Intermaxillare und Vomer) zeigen die Batrachier. Dieselbe erstreckt sich sogar auf die einzelnen Unterfamilien, für welche die Bezahnung mit als systematisches Unterscheidungsmerkmal benutzt wird. So ist unter den Aglossa Pipa vollkommen zahnlos, Dactylethra dagegen hat den Oberkiefer und Zwischenkiefer mit Zähnen ausgerüstet. Während aus der Gruppe der Oxydactyla Rana escul. und temp., Pelobates etc. Zähne auf dem Intermaxillare,

1) Peters, Ueber die Batrachier-Gattung Hemiphractus l. c.

Maxillare und dem Vomer tragen, fehlen sie auf letzterem bei Ceratophrys. Aus der Gruppe der Discodactyla besitzt Hemiphractus wie erwähnt, Zähne auf dem Maxillare, Intermaxillare, Vomer, Palatinum und Dentale; Hyla, Hylodes etc. wie Rana esculenta auf dem Intermaxillare, Maxillare und Vomer; Phyllobates nur auf den beiden ersteren Knochen; Hylodactylus nur auf dem Vomer und Dendrobates endlich ist vollkommen zahnlos [1]).

Minder variabel als die Vertheilung ist die Anordnung der Zähne auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle. Nur in der niedrigsten Ordnung der Amphibien, bei den Perennibranchiaten, zeigen sich hierin für einzelne Species sehr bemerkenswerthe Verschiedenheiten, indem die Stellung der Zähne eine vielreihige, eine mehrreihige oder eine einreihige sein kann.

Eine vielreihige Stellung finden wir auf den hierdurch morphologisch besonders interessanten Gaumenknochen (Taf. I Fig. 6^a u. 6^b) von Siren lacertina [2]), deren ganze Oberfläche über und über mit kleinen, spitzen, nach rückwärts gekrümmten Zähnchen bedekt ist. Wie Cuvier und Owen beschreiben, trägt der Vomer von Siren 6 oder 7 schräggerichtete Zahnreihen, das Palatinum dagegen nur 4, so dass ungefähr 11 Reihen auf jeder Gaumenseite liegen. Die Zahl der Zähne beträgt in den mittleren Reihen 11 oder 12, wird aber geringer in den vorderen und hinteren Reihen. Owen nennt diese Anordnung der Zähne die bürstenartige oder hechelartige (brosslike, raspelike, dents en carde der Franzosen). Ausser den Gaumenknochen von Siren kann als weiteres Beispiel für die hechelartige oder vielreihige Stellung auch das Parasphenoid von Plethodon glutinosus dienen, dessen untere Fläche nach den Angaben Owen's [3]) von 300 und mehr kleinen Zähnchen eingenommen wird. Diese Fälle von vollständiger Bedeckung eines Knochens mit Zähnchen sind deshalb von so besonderem Interesse, weil sie uns Verhältnisse bei den Amphibien erhalten zeigen, welche sonst nur bei den Knochenfischen, aber hier in weiter Verbreitung und oft auf allen Knochen der Mundhöhle sich vorfinden. Ich erin-

1) Vergleiche die Angaben in Owen's Odontography und in Claus Grundzüge der Zoologie.

2) Cuvier, l. c. S. 423. — Owen, l. c. S. 188.

3) Owen, l. c. S. 193.

nere an die zahntragenden Knochen vom Hecht, besonders aber von Engraulis und Sudis gigas, deren ganze Mundhöhle von Zahnspitzen starrt[1]).

Die mehrreihige Stellung der Zähne bildet gewissermaassen einen Uebergang von der vielreihigen zu der am weitesten verbreiteten einreihigen Zahnstellung. Als Beispiel für dieselbe kann ich aus der Classe der Amphibien nur Siredon pisciformis anführen und zwar auch hier nur die Bezahnung des Vomer, Palatinum und Operculare und nicht der Kieferknochen. Die Beschreibungen, welche wir bis jetzt hiervon besitzen, geben die wirklichen Verhältnisse nicht völlig zutreffend wieder. Cuvier und Owen lassen die Gaumenknochen wie bei Siren mit Zähnen in Quincunxstellung bedeckt sein und so eine Anordnnng dauernd erhalten zeigen, wie sie bei den Larven der Salamandrinen vorübergehend sich findet. In den entgegengesetzten Fehler ist Sirena verfallen, welcher die Gaumenknochen gleich den Kieferknochen nur eine einfache Zahnreihe tragen lässt. Die Wahrheit liegt in der Mitte zwischen den zwei citirten Angaben. Auf dem Operculare (Taf. III Fig. 8) Vomer oder Palatinum grosser Exemplare finde ich die Zähne in zwei Reihen und zwar so stehen, dass die Zähne der zweiten Reihe hinter die Interstitien der ersten Reihe zu liegen kommen; mit andern Worten, die Zähne stehen alternirend in einer Zickzacklinie. Nach Aussen und Innen sind Knochenflächen von Zähnen unbedeckt.

Die einreihige Stellung der in Gebrauch befindlichen Zähne ist bei den Amphibien die vorherrschende und kömmt bei den Derotremen, Salamandrinen und Batrachiern (Taf. II Fig. 15 u. 16) ausschliesslich vor. Ein Zahn steht hier dicht neben dem andern auf dem Skeletknochen in einer Linie festgewachsen., wie dies von ihren Weichtheilen befreite Kiefer und Gaumenknochen aufs deutlichste zeigen. Bei der Kleinheit der Zähne ist ihre Anzahl eine recht bedeutende. So besitzt z. B. der Frosch gegen 50 festgewachsene Zähne in jeder Kieferhälfte und auf jedem Vomer deren 5 bis 10. Bei Triton taeniatus zählte ich in jeder Oberkiefer- und in jeder Unterkieferhälfte 40 bis 50 und in einer Gaumenreihe sogar 60 bis 70 Zähne. Lücken, die sich hie und da in der Zahnreihe vorfinden, sind durch den Ausfall alter Zähne, so lange noch kein Wiederersatz stattgefunden hat, bedingt. Nie habe ich bemerkt,

---

1) Vergleiche Owen, Odontography.

dass zwei Zähne hintereinander gestanden hätten. Während Owen[1]) und andere Forscher mit diesen Angaben übereinstimmen, hebt Leydig[2]) in seinem Werke über die Molche der würtembergischen Fauna ausdrücklich hervor, dass sowohl bei den Fröschen als auch bei unseren einheimischen Schwanzlurchen nicht bloss die Gaumenzähne gehäuft stehen, sondern auch die Zähne der Kinnladen in mehreren Reihen, zum mindesten zweizeilig sich folgen. Auf diese Beobachtnng legt Leydig ein um so grösseres Gewicht, als er in der gehäuften Anordnung der Zähne einen neuen Charakter erblickt, welcher die Verwandtschaft der Amphibien mit den Fischen darthut. Während man früher sich darauf hätte beschränken müssen das Fischartige der Batrachier in den Gaumenzähnen zu finden, solle nun auch die Art der Bezahnung der Kinnladen, insofern sie eine mehrzeilige sei, an diejenige der Fische erinnern. Neuerdings ist Leydig's Beschreibung von der Stellung der Zähne der Amphibien als etwas für die ganze Classe charakteristisches auch in Bronn's Classen nnd Ordnungen des Thierreichs von Hoffmann[3]) aufgenommen worden. Das Abweichende in dieser Darstellung rührt von der angewandten Präparationsmethode her. Um nämlich die mehrfachen Zahnreihen zu sehen, empfiehlt Leydig die bei schwacher Vergrösserung zu betrachtenden Schädel mit Kalilauge aufzuhellen. Bei dieser Methode sieht man nun allerdings hinter der ersten Zahnreihe noch Zähne in einer zweiten und oft dritten Reihe alternirend liegen, wie dies auch schon Owen und Anderen bekannt war. Indessen lehrt eine weitere Untersuchung, namentlich Durchschnitte durch entkalkte Schädel, dass die hinter der ersten Reihe liegenden Zähne noch in der Entwicklung begriffen sind, dass sie in der Schleimhaut vergraben noch nicht functioniren und dass sie später an Stelle der ausfallenden Zähne der ersten Reihe treten und mit dem darunter liegenden Knochen verwachsen. Von einer mehrzeiligen Anordnung der Zähne kann man daher hier nicht reden, wie dies auch Sirena[4]) richtig angiebt, und ist diese Bezeichnung nur auf jene Fälle zu beschränken, wo die hintereinander liegenden Zähne auf

---

1) Owen, l. c. S. 193. They are arranged in a single close set row.

2) Leydig, Ueber die Molche der würtembergischen Fauna. Troschel's Archiv für Naturgeschichte. 1867.

3) l. c. Band VI. Abth. II. Lief. 1. S. 32.

4) Sirena, l. c. 126—127.

gleicher Entwicklungsstufe stehen und bei den Amphibien daher mit den Skeletknochen verwachsen sind. Das Fischähnliche in der angeführten Bildung besteht mithin nicht in der Stellung, sondern in dem bei beiden Thierclassen unbeschränkten Ersatz der Zähne, wie später ausführlicher gezeigt werden soll.

Tabelle

über das Vorkommen und die verschiedenartige Bezahnung der Belegknochen der Mundhöhle bei den verschiedenen Amphibienarten.

Ordnungen und Unterordnungen.	Amphibienarten.	I. Gruppe. Oberkieferreihe.		II. Gruppe. Gaumenreihe.			III. Gr.	Unterkiefer.		
		Intermaxill.	Maxillare.	Vomer.	Palatinum.	Pterygoid.	Parasphen.	Dentale.	Operculare.	Angulare.
Urodelen.										
Perennibranchiaten	Siren lac.	+	+	lll	lll	0	—	+	ll	—
	Siredon pisc.	1	1	ll	ll	—	—	1	ll	—
	Proteus ang.	1	0	1	1	—	—	1	0	—
	Menobranchus lat. . .	1	0	1	1 ⌒	—	—	1	0	—
Derotremen.	Amphiuma tridact. . .	1	1	1	1 ⌒	—	—	1	?	—
	Menopoma allegh. . .	1	1	1	0	—	—	1	?	—
	Cryptobranchus jap. .	1	1	1	0	—	—	1	0	—
Salamandrinen.	Plethodon glut. . . .	1	1	1	0	—	lll	1	0	—
	Triton ig.	1	1	1	1	—	—	1	×	—
	Salamandra mac. . . .	1	1	1 ⌒	1	—	—	1	×	—
Anuren.										
Aglossa.	Pipa am..	—	—	—	—	—	—	—	0	—
	Dactylethra cap. . . .	1	1	?	—	—	—	—	0	—
Oxydactyla.	Rana esc. u. temp. . .	1	1	1	—	—	·	—	0	—
	Pelobates fusc. . . .	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Ceratophrys cor. . . .	1	1	—	—	—	—	—	0	—
Discodactyla.	Hylodes lin.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Hyla arb.	1	1	1	—	—	—	—	0	—
	Phyllobates bic. . . .	1	1	—	—	—	—	—	0	—
	Hemiphractus.	1	1	1	1	—	—	1	0	—
	Dendrobates tinct. . .	—	—	—	—	—	—	—	0	—
	Hylodactylus pict. . .	—	—	—	—	—	—	—	0	—

Erklärung der Zeichen:

— Knochen ohne Zähne.
+ Knochen mit Hornscheide.
0 Knochen fehlt.
× Knochen nur beim Embryo vorhanden, später rückgebildet.
1 einreihig }
ll zweireihig } bezahnter Knochen.
lll vielreihig }
—⌒— Verschmelzung zweier Knochen zu einem Knochenstück.

Bei Vergleichung der hier angeführten, in der beigefügten Tabelle übersichtlich zusammengestellten Thatsachen unter einander und mit der Verbreitung der Anordnung der Zähne bei niederen und höheren Wirbelthieren verlangen drei Punkte eine nähere Berücksichtigung:

1) Die Verbreitung der Zähne über Strecken der Mundschleimhaut, welche bei höheren Wirbelthieren nie einen Zahnbesatz zeigen.

2) Die bei den Amphibien bestehende Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Zähne auf die einzelnen Knochen der Mundhöhle.

3) Die Verschiedenheit in der Anordnung und Stellung der Zähne auf homologen Knochen bei verschiedenen Species, insofern dieselbe eine vielzeilige, eine zwei- und eine einzeilige sein kann.

Zur Erklärung der ausgedehnten Verbreitung der Zähne über grosse Strecken der Mundschleimhaut sind die Verhältnisse, welche die Selachier uns erhalten zeigen, von der höchsten Bedeutung, weil diese Thiergruppe, wie durch zahlreiche Thatsachen hinlänglich festgestellt ist, einer früheren Urform der höheren Wirbelthiere sehr nahe steht und uns deren Organisation ziemlich unverfälscht erhalten hat [1]. Bei vielen Selachiern (Hexanchus, Acanthias etc.) ist nämlich die ganze Mundhöhle hinter den Kieferrändern bis zum Anfang des Oesophagus mit kleinen nur in der Schleimhaut festsitzenden Zähnchen bedeckt. Dieselben stimmen in ihrem Bau und ihrer Entwicklung, wie ich andern Orts gezeigt habe [2], einestheils vollkommen mit den Placoidschuppen des Integuments, anderntheils mit den Zähnen der höheren Wirbelthiere überein. Auf die erste Uebereinstimmung gestützt konnte ich den Satz aufstellen, dass Placoidschuppen und Zähne homologe Bildungen sind, und dass letztere in Anpassung an den Nahrungserwerb in einer von ersteren verschiedenen Weise sich weiter entwickelt haben. Aus der Uebereinstimmung der Selachierzähne mit denjenigen der Säugethiere musste dann weiter gefolgert werden, dass überhaupt die aus Dentin bestehenden Zähne der Wirbelthiere einander homolog sind und als Erbstücke von einer gemeinsamen Urform abgeleitet werden müssen.

1) Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. S. 10.

2) Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1874 Bd. VIII. S. 363.

Von der bedeutsamen systematischen Stellung der Selachier und den zwei eben angeführten Sätzen ausgehend sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die auf den Knochen der Mundhöhle, den Ossa vomeris, Palatina, Sphenoidea etc. stehenden Zähne der Amphibien von ursprünglich in der gesammten Mund- und Schlundhöhle verbreiteten Schleimhautzähnchen abzuleiten sind, welche die Selachier und Amphibien von einer Stammform ererbt haben [1]).

Aus diesem ursprünglichen Zustande haben wir, — um die an zweiter Stelle aufgeworfene Frage zu beantworten, — die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Zähne auf den einzelnen Knochen zu erklären. Von vorneherein sind zwei Arten der Erklärung möglich. Entweder kann man annehmen, dass die Bezahnung der Knochen gleich für jede einzelne Art in ihrer besonderen Weise aus dem indifferenteren Zustand erfolgt ist, oder man kann annehmen, dass ursprünglich die Bezahnung der Knochen bei den Amphibien eine gleichartige gewesen ist, dass mithin Maxillare und Intermaxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid und Parasphenoid, Dentale und Operculare eine Zahnbewaffnung besessen haben, wie dies noch jetzt bei einzelnen niedriger stehenden Formen der Fall ist.

Die erste Erklärung lässt sich bei genauerer Prüfung nicht aufrecht erhalten, denn sie setzt voraus, dass die Verbindung von Schleimhautzähnchen und Knochen in einer sehr späten Periode der Entwicklung des Amphibienstammes erfolgt ist. Es müssten zu der Zeit z. B. schon die einzelnen Unterfamilien der Anuren existirt haben, der Stamm der Discodactyla müsste schon in die einzelnen Arten gespalten gewesen sein, in Hemiphractus, Hyla, Phyllobates, Hylodactylus und Dendrobates, welche ja in der Bezahnung der Knochen so weit von einander abweichen. Einen so langen Fortbestand der Schleimhautzähnchen in den einzelnen Amphibienordnungen anzunehmen muss sehr gewagt erscheinen, da zur Zeit bei keinem einzigen Amphibium sich solche mehr nachweisen lassen. Aus diesem und anderen Gründen, zu welchen eine reiflichere Ueberlegung führt, sind wir genöthigt die erste Erklärung fallen zu lassen.

---

1) Schon Gegenbaur hebt diesen Punkt in seiner vergleichenden Anatomie hervor. 2. Aufl. S. 781.

Es bleibt uns daher nur noch die zweite Art der Erklärung übrig, welche einen früheren Zustand reicherer Bezahnung der Knochen für die ganze Amphibienclasse annimmt. Aus diesem sind die jetzt zu beobachtenden Verschiedenheiten in Folge mannigfaltiger Rückbildungsprocesse entstanden, welche im Laufe einer langen phylogenetischen Entwicklung in sehr verschiedener Weise auf die Bezahnung der neu entstandenen Arten eingewirkt haben[1]). Für diese Annahme lassen sich sehr zahlreiche Gründe geltend machen. Vor allen Dingen spricht für sie der Umstand, dass die Perennibranchiaten, welche doch der Stammform der Amphibien viel näher als die Anuren stehen und in Allem als weit weniger abgeändert erscheinen, allgemein eine sehr reiche Bezahnung besitzen. Ferner lehrt uns die reiche Bezahnung fast aller Knochen der Mundhöhle, durch welche sehr viele Fische, wie Sudis, Engraulis, Aal, Hecht etc. ausgezeichnet sind, dass dieser Zustand der ursprünglichere, und dass die Verringerung des Zahnbesatzes, wie sie namentlich bei allen höheren Wirbelthieren uns entgegentritt, erst später erworben ist. Auch können wir in der That im Laufe der individuellen Entwicklung bei einzelnen Thieren Zähne auf einigen Knochen sich rückbilden sehen, z. B. bei Salamandern und Tritonen, bei einigen Fischen wie beim Stör und Lachs, bei Schildkröten wie Emys Europaea, bei Säugethieren wie beim Wallfisch. Eine weitere Stütze liefert uns eine Reihe analoger Vorgänge. So erklärt man allgemein die ungleiche Beschuppung der Fische, das Fehlen der Schuppen an diesen und an jenen Körperstellen, ferner die ungleich mächtige und nach den Körpergegenden verschiedene Behaarung der Säugethiere und Befiederung der Vögel aus einem ursprünglich indifferenteren Zustand des Integuments durch stärkere Entwicklung von Schuppen, Haaren und Federn an einzelnen Stellen und Rückbildung derselben an anderen Theilen.

Unsere obige Annahme wird noch mehr an Wahrscheinlichkeit

---

1) Die Annahme, dass die Bezahnung der einzelnen Knochen überhaupt nicht von einer Bezahnung der gesammten Mundschleimhaut abzuleiten, sondern durch eine zu verschiedener Zeit erfolgte Neubildung von Zähnen bei den einzelnen Arten unabhängig zu Stande gekommen sei, verdient keine wissenschaftliche Berücksichtigung, denn eine solche Annahme erklärt die Verschiedenheit nicht und setzt die Wirksamkeit eines höchst unwahrscheinlichen Vorgangs — einer wiederholten Neubildung von Zähnen — voraus.

gewinnen, wenn wir im Stande sind, die Ursachen aufzufinden, durch welche eine Rückbildung von Zähnen in so verschiedener Weise veranlasst worden sein kann. Eine Ursache von grösster und allgemeinster Wirksamkeit erblicke ich in der verschiedenen Rolle, welche die Zähne nach ihrer verschiedenen Lage in der Mundhöhle bei der Nahrungsaufnahme übernehmen. Während auf günstiger gelegenen Knochen die Zähne, weil mehr gebraucht, eine höhere Ausbildung erlangen, werden sie auf minder günstig gelegenen in gleichem Maasse sich rückbilden, wie ihre Leistung gegen die höhere Leistung jener zurücktritt. Hieraus erklärt sich die Erscheinung, dass die am Mundrand gelegenen Kieferknochen fast ausnahmslos bezahnt sind, während die übrigen Knochen in dieser Beziehung weit mehr variiren. In den meisten Fällen, wo Kieferzähne rudimentär geworden sind, lässt sich die Rückbildung auf compensirende Einrichtungen, auf die Ausbildung neuer Organe, wie Hornzähne und Hornkiefer, zurückführen, wie dies z. B. bei Siren lacertina und bei den Larven der Batrachier deutlich wahrzunehmen ist. Auch die Verschiedenheit des Nahrungserwerbes wird für die Art der Bezahnung nicht ohne Einfluss gewesen sein, insofern hierdurch bald dieser, bald jener Theil der Zahnknochen zur Ergreifung und Verarbeitung von Nahrung mehr in Funktion gesetzt worden ist. Eine weitere Ursache erblicke ich endlich noch in dem Umstand, dass ursprünglich zahntragende Skeletstücke eine Lageveränderung erlitten und indem sie zu andern Theilen des Skelets in Beziehung getreten sind, neue Funktionen unter Verlust der alten übernommen haben. Dies mag z. B. bei dem Flügelbein der Fall gewesen sein. Wenn man wird einräumen müssen, dass die angeführten Ursachen wirklich vorhanden und die ihnen zugedachte Wirkung auszuüben im Stande sind, so wird der Umstand, dass es nicht einmalig, sondern constant zu allen Zeiten einwirkende Ursachen sind, noch mehr zu Gunsten der gegebenen Erklärung sprechen. Denn nur in langen Zeiträumen kann aus Gleichartigem so Ungleichartiges entstehen, wie wir es in der Zahnbewaffnung der Mundhöhle bei den Amphibien und in weiterer Reihe bei den Wirbelthieren überhaupt vor uns sehen.

Der hier angeregte Ideengang hat uns zugleich auch zur Beantwortung des dritten Punktes geführt, welcher die Verschiedenheit in der Anordnung und Stellung der Zähne auf homologen Knochen bei verschiedenen Species in's Auge

fasst. Die vielzeilige Stellung der Zähne verhält sich zur einzeiligen als der indifferente zum mehr differenzirten Zustand und muss daher die letztere aus ersterer abgeleitet werden. Auch hier ist das die Veränderung bedingende Moment die höhere Ausbildung des Einzelzahns. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus den Zahnbesatz der Knochen von Siren lacertina, Siredon, Tritonen und Fröschen betrachten, so erblicken wir bei den genannten Thieren eine Entwickelungsreihe vor uns, in welcher die vielreihigen Gaumenplatten von Siren die niedrigste Entwicklungsstufe vorstellen. Zwischen sie und die einreihige Stellung der Zähne vom Frosch und Triton tritt als Uebergangsstufe die zweizeilige Stellung der Zähne auf den Gaumenknochen und dem Operculare des Unterkiefers von Siredon.

Auf die mitgetheilten Beobachtungen und die an sie angeknüpften Reflexionen gestützt, haben wir die Mittel an der Hand, uns die Bezahnung einer muthmaasslichen Stammform zu reconstruiren, von der als divergente Sprösslinge die verschiedenen Amphibienarten sich ableiten lassen. Bei dieser werden die Zwischen- und Oberkiefer und das Dentale mehrere Zahnreihen getragen haben, das Vomer, Palatinum, Parasphenoid und Operculare aber über und über mit kleinen Zahnspitzchen bedeckt gewesen sein, wie dies bei manchen Arten (Siren, Plethodon) zum Theil noch jetzt der Fall ist. Von allen Deckknochen der Mundhöhle würde das Pterygoid eine Ausnahmestellung einnehmen, indem auf ihm allein bei den Amphibien keine Zähne vorkommen. Zieht man aber in Betracht, dass bei vielen Fischen und Reptilien auch das Pterygoid bezahnt ist, so liegt die Berechtigung vor, auch ein gleiches Verhältniss für das Pterygoid der Amphibien vorauszusetzen und daran den Schluss zu knüpfen, dass ursprünglich alle Deckknochen der Mundhöhle zahntragend gewesen sind[1]).

Im ersten Theil dieser Arbeit, welcher über das Skelet der Mundhöhle handelt, wurde gezeigt, wie die verschiedene Anordnungsweise der Knochen in verschiedenen Familien von einem Grundschema sich ableiten lässt, und wurde hieraus auf die ursprüngliche Beschaffenheit des Skelets einer früheren Stammform geschlossen.

Verknüpft man hiermit das über die Vertheilung der Zähne

---

1) Das Angulare des Unterkiefers ist hiervon auszunehmen. Dieses ist, wie später gezeigt werden soll, ursprünglich kein Knochen der Schleimhaut, sondern des äusseren Integumentes.

Gesagte, so vervollständigt sich das hier entworfene Bild von der ursprünglichen Bezahnung, indem wir nun auch über die Lage der Zähne Aufschluss erhalten. Wie ursprünglich [zwei Knochenbogen, ein äusserer bestehend aus Maxillare und Intermaxillare und ein innerer aus Vomer, Palatinum und Pterygoid gebildet, der Grundfläche des Primordialcranium aufliegen und seine Mitte ein unpaarer Knochen, das Parasphenoid, einnimmt, so umgürten dementsprechend auch 2 Zahnstreifen ursprünglich in bogenförmiger Anordnung einer hinter dem andern liegend den Eingang zur Mundhöhle, ein schmalerer Streifen von Kieferzähnen und ein breiterer Streifen von Gaumenzähnen. Dem oberen Bogen entsprechen am Unterkiefer gleichfalls 2 Zahnstreifen, ein äusserer, welcher dem Dentale und ein innerer, welcher dem Operculare aufsitzt.

2. Die Untersuchung des Einzelzahnes nach seiner äusseren Form, nach seiner Befestigung und nach seiner histologischen Zusammensetzung.

Nach dieser Darstellung der Bezahnungsverhältnisse der Amphibien im Allgemeinen, — der Verbreitung und Anordnung der Zähne auf den einzelnen Knochen der Mundhöhle, — wende ich mich zur Untersuchung des Einzelzahnes. Hierbei haben wir in Betracht zu ziehen: 1) seine Grösse und äussere Form; 2) seine Befestigung auf dem Knochen und in der Mundschleimhaut, sowie 3) seine histologische Zusammensetzung.

a. Grösse und Form der Zähne.

Wie schon Owen, Leydig und Sirena bemerken, zeigen die Zähne der Amphibien nach ihrer Lage geringe Verschiedenheiten in ihrer Grösse. So stehen nicht nur gewöhnlich die Gaumenzähne hinter den Kieferzähnen an Grösse zurück, was besonders deutlich bei Salamandern und Tritonen hervortritt, sondern auch zwischen den in einer Reihe stehenden Zähnen finden wieder geringe Grössendifferenzen der Art statt, dass z. B. an den Kiefern die Zähne in der Mitte am grössten sind und von da nach den Gelenkenden hin allmählich kleiner werden. Diese Verschiedenheit in der Grösse werden wir aus Anpassung und zwar aus ähnlichen Ursachen, wie

schon früher die ungleiche Vertheilung der Zähne zu erklären haben. Da die günstiger gelegenen Kieferzähne häufiger und in nützlicherer Weise als die Gaumenzähne beim Nahrungserwerbe in Anwendung kommen, so werden sich dieselben auch stärker entwickeln müssen. Denn ein vermehrter Gebrauch, mit welchem eine raschere Abnutzung und eine lebhaftere Neubildung zusammenhängt, wird im Stande sein, eine Vergrösserung des Zahnes hervorzurufen, eine Wirkung, die durch eine Reihe ähnlicher Thatsachen wie das stärkere Muskel- und Drüsenwachsthum bei vermehrtem Gebrauch, genügend festgestellt ist. Bei einem grossen Theil der Amphibien vollzieht sich so gewissermaassen unter unseren Augen noch jetzt ein Process, der bei einem anderen Theil schon abgeschlossen ist und dessen Endziel in der höheren Ausbildung der Kieferzähne und in der Rückbildung der weniger funktionirenden Zähne der übrigen Knochen besteht. Die ungleiche Grösse der Zähne auf den verschiedenen Knochen der noch heute lebenden Amphibien kann daher mit als Beweis für die Richtigkeit der Erklärung dienen, welche früher für die verschiedene Vertheilung der Zähne gegeben worden ist.

In der äussern Form sind die Zähne der Amphibien sowohl in den verschiedenen Gegenden der Mundhöhle als auch in den verschiedenen Familien und Species in einem auffallenden Maasse übereinstimmend beschaffen, und äussert sich dies sogar in anscheinend geringfügigen Eigenthümlichkeiten. Es verdient dieser Umstand um so mehr hervorgehoben zu werden, als man gerade in der Form der Zähne bei den Selachiern, Teleostiern und Säugethieren die grösste Mannigfaltigkeit und Variabilität beobachtet. Es zeigt dies unzweideutig, dass die Existenzbedingungen, namentlich die Art des Nahrungserwerbes, in der Classe der Amphibien immer sehr gleichartige gewesen sein müssen.

Wenn man mit einer Praeparirnadel einen einzelnen Zahn von seiner Verbindung mit dem Knochen absprengt, so kann man durch Lageveränderung desselben sich leicht ein Bild seiner gesammten Oberfläche verschaffen. Bei allen Amphibien bildet der Zahn einen schlanken Kegel. Derselbe ist entweder gerade gestreckt, wie bei den Zähnen des Vomer, Palatinum und Operculare von Siredon pisciformis (Taf. III. Fig. 8), oder er ist mit seinem obern Theile nach der Tiefe der Mundhöhle zu nach rückwärts gebogen, wie bei den Zähnen der Salamandrinen und Batrachier

und den Kieferzähnen von Siredon (Taf. III. Fig. 1—3). Die Oberfläche des Kegels ist nicht vollkommen glatt, sondern nach seiner Basis zu mit sehr feinen Längs-Riefen bedeckt, welche man am besten auf Horizontalschnitten, sowie auf Vertikalschnitten, welche ein Stück der Zahnoberfläche abgehoben haben, erkennt. Auch bei Reptilien habe ich diese feine Längsriefung der Zahnoberfläche vorgefunden. Die Wand des bis zur Spitze hohlen Kegels ist überall gleichmässig dick. Die innere Oberfläche ist gleichfalls nicht glatt, sondern wie schon Leydig anführt, von oben bis unten höckrig, was bedingt wird »durch verschieden grosse, warzig vorspringende Kugeln« (Taf. III. Fig. 1—3 k.).

An dem Zahnkegel kann man bei den Salamandrinen und Batrachiern einen oberen und einen unteren Theil unterscheiden, welche Leydig als Zahnkrone und Zahnsockel benannt hat. An getrockneten oder an mit Natronlauge behandelten Zähnen sind beide durch eine ringförmige Furche ungefähr in der Mitte des Kegels von einander abgegrenzt, wie dies Taf. II. Fig. 15 i, sowie Leydigs Fig. 19 u. 22 in seiner oben citirten Arbeit zeigen. Die aneinanderstossenden Ränder der Krone und des Sockels sind wie die innere Fläche des Kegels mit warzigen Vorsprüngen bedeckt. Da sich hier beide leicht von einander trennen, so findet man an macerirten Kiefern und Gaumenknochen in grosser Anzahl leere Sockel über die Knochenoberfläche hervorragen. Es erinnert dies an Befunde fossiler Knochen, auf welchen gleichfalls sehr häufig nur noch die Zahnsockel erhalten sind. Von der geschilderten ringförmigen Einschnürung nimmt man an einem nicht getrockneten Zahne nichts wahr, indem sich die den Zahn überziehende und später näher zu betrachtende Cuticula von der Krone auf den Sockel continuirlich fortsetzt. Anstatt dessen aber bemerkt man, dass in der Mitte des Zahnes eine ringförmige Partie der Wand unverkalkt ist und dass gegen sie die erwähnten Kalkkugeln vorspringen (Taf. III. Fig. 1 u. 3). Durch Einschrumpfung dieses Gewebes entsteht bei getrockneten Zähnen einzig und allein die Furche zwischen Krone und Sockel. Die unverkalkten Partieen erreichen bei dem einen Zahn eine grössere, bei dem andern eine geringere Ausdehnung und trifft man namentlich an der inneren Zahnwand stets die grösseren Defekte an. Es zeigt sich hierin ein verschiedenes Verhalten nach dem Alter des Zahnes, indem je älter die Zähne werden, um so mehr die beiden Verkalkungsgrenzen aneinanderrücken. Krone und Sockel können

in der Weise vollkommen miteinander verschmelzen. Bei entkalkten Zähnen ist die Grenze zwischen Krone und Sockel noch undeutlicher geworden. So findet man auf einem Längsschnitt durch den Zahn eines Frosches an der betreffenden Stelle an der Oberfläche der Wand nur eine etwas dunklere weil mehr fasrige Partie vor, welche sich in Carmin stärker färbt (Taf. III. Fig. 4 u. Taf. II. Fig. 17 h). Die hier beschriebene Struktur schildert Sirena als dunkle Demarkationslinie, welche den eigentlichen Zahn vom Fortsatz des Kiefers (Zahnsockel) scheidet[1]). Bei Salamandra maculata und Triton gehen an der innern Zahnwand Krone und Sockel ohne Grenze ineinander über, an der äussern Wand dagegen ist in einiger Entfernung von ihrer Verbindung mit dem Kiefer die Continuität der Grundsubstanz auf dem Längsschnitt durch einen schmalen Spalt unterbrochen, der von aussen bis zur Mitte der Wand vordringt. Das Bild eines Spaltes entsteht, weil die Grundsubstanz hier ihre homogene Beschaffenheit eingebüsst hat (Taf. III. Fig. 9 h). An den Zähnen von Siredon pisciformis ist eine Trennung in Zahnkrone und Sockel, wie beim Frosch und den Salamandrinen, überhaupt nicht wahrzunehmen, da die gesammte Wand des Kegels gleichmässig verkalkt ist (Taf. III. Fig. 2, 6, 8). Wenn trotzdem auch hier weiterhin ein oberer und ein unterer Theil am Zahne unterschieden und als Krone und Sockel bezeichnet wird, so geschieht dies, weil histologische Verschiedenheiten, wie später nachzuweisen ist, eine solche Trennung rechtfertigen und nothwendig erscheinen lassen.

Die Spitze der Zahnkrone ist bei den verschiedenen Arten der Amphibien und zuweilen auch nach der Lage des Zahnes etwas verschieden beschaffen. Das einfachere Verhalten zeigen die geradgestreckten Zahnkegel auf dem Vomer, Palatinum und Operculare bei Siredon pisciformis, indem sie sich allmählich in eine feine scharfe Spitze verjüngen (Taf. III. Fig. 8); bei allen unseren Salamandrinen und Batrachiern dagegen läuft die Zahnkrone, wie Leydig[2]) gegen Owen richtig hervorhebt und in seinen Abbildungen darstellt, nicht in eine einfache Spitze, sondern in zwei Spitzen aus (Taf. III.

---

1) Ich werde späterhin noch auf diese, die Zahngrenze anders auffassende Ansicht zu sprechen kommen.

2) Leydig, l. c. 166.

Fig. 1—3. Fig. 6. Fig. 9 etc.). Am besten bekommt man sie bei seitlicher Betrachtung des Objectes zu sehen. Die längere, der Mundhöhle zugekrümmte Spitze bildet die directe Fortsetzung des Kegels. Ihr sitzt an der Aussenseite ihrer Basis die zweite kleinere Spitze wie ein Höcker auf. Da sie tiefer als die erst beschriebene liegt und wegen ihrer geringeren Grösse bei der Betrachtung des Zahnes von innen vollkommen verdeckt wird, kann man leicht verleitet werden, die Zähne der Tritonen für einspitzig zu halten und erklärt sich so der Irrthum Owen's, wenn er nur von scharf zugespitzten Kegeln spricht. Selbst bei Betrachtung des Zahnes von aussen ist einige Aufmerksamkeit nöthig, um die kleinere Spitze in ihrer Lage vor der Aussenseite der grösseren zu erkennen. Während bei den Tritonen die Endzinken des Zahnes gleichmässig scharf zugespitzt sind, sind dieselben beim Frosch von vorne nach hinten zusammengedrückt und laufen nach dem freien Ende in eine bogenförmig gekrümmte Schneide aus. Von aussen betrachtet zeigt eine Endzinke die Gestalt eines Fingernagels oder einer Schaufel. (Taf. II. Fig. 16). Eine zweizinkige Krone besitzen auch noch die Kieferzähne von Siredon pisciformis, während die Gaumenzähne, wie wir oben gesehen haben, in eine einfache Spitze enden.

Von den hier beschriebenen Zahnformen ist der geradgestreckte und einfach scharf zugespitzte Kegel gewiss die ältere, einmal weil es die einfachere Form ist und zweitens, weil die Gaumenzähne von Siredon diese Beschaffenheit zeigen, welche auch in ihrer Anordnung (in der zweireihigen Stellung) ursprünglichere Verhältnisse bewahrt haben. Ihr gegenüber erscheinen die nach einwärts gekrümmten und mit zwei Endzinken versehenen Zahnkegel als die weiter abgeänderten und angepassten Formen.

b) Befestigung der Zähne auf den Knochen. Lage der Zähne in der Mundschleimhaut.

Wie bereits erwähnt, sind die Zähne der Amphibien mit den sie tragenden Knochen in fester Verbindung. Die Art dieser Verbindung ist je nach der vielreihigen oder einreihigen Stellung der Zähne eine verschiedene.

Da mir zur histologischen Untersuchung weder die interessanten Gaumenplatten von Siren lacertina noch das reich bezahnte Parasphenoid von Plethodon glutinosus zu Gebote standen, so muss ich mich bei der Beschreibung der Befestigung der mehr-

reihig stehenden Zähne auf die Untersuchung von Vomer, Palatinum und Operculare von Axolotl beschränken. Wenn man diese dünnen und platt dem Primordialcranium auflagernden Knochen von macerirten Schädeln ablöst (Taf. III. Fig. 8), so findet man auf ihrer sonst glatten Oberfläche an den Stellen, wo die Zahnreihen stehen, einen Streifen poröser Knochenmasse aufgelagert, welche sowohl die Basis der Zähne untereinander als auch mit dem Skeletknochen verbindet. Diese letztere Verbindung ist aber oft nur eine sehr lockere, indem stellenweise der Streifen vollkommen isolirt im Schleimhautgewebe liegt und nur durch wenige vereinzelte dünne Knochenbälkchen, welche die verschmolzenen Zahnkegel gleichsam wie Pfeiler ein Gewölbe tragen, mit dem Vomer oder Palatinum zusammenhängt. Daher kann man auch den Knochenstreifen mit den Zähnen leicht von seiner Unterlage mit der Praeparirnadel absprengen. Seine Oberfläche ist wie ausgenagt, zackig und zerklüftet. Es zeigen sich auf ihr zahlreiche Oeffnungen, durch welche die Zahnpulpa mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängt. Durchschnitte durch einen Gaumenknochen ergeben daher selbstverständlich sehr verschiedenartige Bilder und rufen viele derselben den Eindruck hervor, als ob auf dem Vomer oder Palatinum noch ein zweiter schmaler, die Zähne tragender Knochenstreifen läge (Taf. II. Fig. 12. Taf. II. Fig. 13). Diese Art der Befestigung der Zähne auf den Skeletknochen vermittelst einer Knochenmasse, welche die Basen der Zahnkegel untereinander verkittet, scheint sich bei Fischen häufiger vorzufinden. So beschreibt Heinecke von den Zähnen des Hechtes, dass sie nicht unmittelbar auf den Skeletstücken, sondern auf besonders hervorragenden Theilen von Hautknochen befestigt seien. Dieselben besitzen einen spongiösen Bau und stehen entweder in gar keiner Verbindung mit den Skeletknochen oder sind in eine flache Vertiefung desselben eingesenkt fest mit ihm verwachsen. Ferner beschreibt er auch auf dem Visceralapparat vieler Fische Hautknochenmassen, welche dicht mit Zähnchen besetzt sind und mit dem Skeletknochen innig verschmolzen sein können.

Ueber die Befestigungsweise der in einer Reihe stehenden Zähne lauten die Angaben einzelner Untersucher verschieden, was hauptsächlich daher rührt, dass sie untereinander nicht einig sind, wo man die Grenze zwischen Zahn und Knochen

1) Heinecke. l. c. S. 544.

zu ziehen habe. So rechnet Owen den Sockel (So.) zum Zahn und lässt die Zähne der Frösche gleich denen der Eidechsen auf der schräg geneigten inneren Oberfläche eines »einer Brustlehne ähnlichen Knochenfortsatzes« befestigt sein, (to an external parapet of bone). Sirena und Heinecke dagegen sehen im Sockel nur einen Theil des Skeletknochens und lassen demnach die Zähne auf cylindrischen Knochenfortsätzen des Kiefers aufsitzen. Es folgt hieraus, dass die Frage nach der Befestigungsweise der Zähne innig mit der Frage zusammenhängt, ob der Sockel (So.) ein Theil des Knochens oder ein Theil des Zahnes ist. Am sichersten wird diese Frage durch ein Studium des Zahnwechsels und der Zahnentwicklung entschieden, da Alles, was beim Zahnwechsel mit abgestossen und darnach wieder neugebildet wird, naturgemäss zum Zahn gerechnet werden muss. Da in einem späteren Abschnitt diese Vorgänge eine eingehendere Berücksichtigung finden werden, so sei hier nur die Thatsache angeführt, dass nicht nur die Zahnkrone, sondern auch der Sockel in bestimmten Zeitabschnitten zerstört wird. Da demnach der Sockel ein Theil des Zahnes ist, so haben wir jetzt die Verbindung desselben mit dem Knochen näher zu untersuchen.

Beim Unter- und Oberkiefer, welche zunächst unser Betrachtungsobject bilden sollen, tritt die von Owen schon erwähnte Knochenleiste, welche die Zahnreihe an ihrer inneren Seite trägt und welche als Processus dentalis beschrieben worden ist, an Stellen, wo ein Zahn fehlt, nackt zu Tage. Dieselbe gewährt auf dem Durchschnitt das Bild eines Keils (Taf. III. Fig. 17). Der Keil läuft nach dem Rand der Mundöffnung in eine ziemlich scharfe Kante aus (Taf. III. Fig. 4, 9, F). Seine innere Oberfläche fällt schräg von aussen nach innen ab. Auf ihr sind die Zähne einer dicht neben dem andern mit ihren Sockeln festgewachsen (Taf. II. Fig. 4, 11. Taf. III. Fig. 4, 6, 9, 13). Die kürzere äussere Wand des Sockels erhebt sich unmittelbar von der oberen scharfen Kante des Processus dentalis oder wenig einwärts von derselben, die bedeutend längere Innenwand steigt dagegen fast bis zur Basis desselben herab. In ihr befindet sich eine grosse Oeffnung (m) zum Durchtritt der Pulpa.

Die Grenze zwischen Knochen und Sockel lässt sich an ihrer Verwachsungsstelle auch beim festsitzenden Zahn bei näherer Untersuchung recht gut nachweisen. So nimmt man auf Sagittalschnitten mehr oder minder deutlich eine ausgezackte Linie (b) wahr, welche von der Kante des Processus dentalis bis zu seiner Basis zu der

Stelle herabläuft, wo die Innenwand des Sockels sich erhebt. Wie sie einerseits die Basis der Sockelwände vom übrigen Knochen scheidet, so trennt sie auch noch von der schräg abfallenden Wand des Processus dentalis eine dünne Lamelle ab, welche zum Zahn gerechnet werden muss und welche den schräg geneigten Boden der Pulpahöhle bildet. Wie die Untersuchung der Zahnresorption lehrt, entspricht diese Linie genau der Verwachsungsgrenze von Knochen und Zahn; daher werde ich sie fortan Nahtlinie nennen, um einen Ausdruck Heinecke's[1]) zu gebrauchen, welcher ähnliche Linien an Fischzähnen, die mit dem Knochen fest verwachsen waren, beobachtet und gleichfalls als Naht aufgefasst hat. — Meistentheils bemerkt man indessen nicht eine Linie, sondern man sieht ihr parallel noch eine zweite und dritte verlaufen ungefähr in einer Entfernung, welche die Dicke der vom Kieferfortsatz abgetrennten und den Boden der Pulpahöhle bildenden Lamelle ausmacht. Ich deute sie als die Nahtlinien ausgefallener Zähne, von deren Sockel geringe Reste nicht mit resorbirt worden sind und so zur Vergrösserung des Processus dentalis beigetragen haben. — Den Sagittalschnitten entsprechende Bilder liefern Horizontalschnitte (Taf. II. Fig. 14 u. 18. b). Namentlich an einem in Chromsäure entkalkten Unterkiefer von Salamandra maculata (Taf. II. Fig. 18. b) treten sehr deutlich die Nahtlinien hervor und verleihen dem Durchschnitt ein sehr eigenthümliches Aussehen, indem sie fast den Eindruck von Rissen und Sprüngen erwecken, durch welche dünne Blätter der Knochensubstanz abgelöst werden.

Da die Zahnsockel sehr dicht unmittelbar neben einander in der Zahnreihe stehen, so sind sie nicht nur mit dem Skeletknochen, sondern auch unter einander mit der unteren Hälfte ihrer Seitenwände verschmolzen, so dass nur der obere Theil des Sockels allseitig frei über die Kante des Processus dentalis hervorragt (Taf. II. Fig. 15). Auf Frontal- und Horizontalschnitten (Taf. II. Fig. 14, 17, 18) durch die Zahnreihen findet man daher die Pulpahöhlen benachbarter Sockel nach deren Basis zu durch einfache Knochenlamellen geschieden. Dieselben sind von einzelnen Kanälen durchbrochen, durch welche die Pulpahöhlen unter einander in Verbindung stehen und Blutgefässe austauschen. — Wenn man die ganze Zahnreihe vollkommen unversehrt von dem Skeletknochen

1) Heinecke l. c. S. 519.

ablösen könnte, so würde man eine zusammenhängende Zahnmasse erhalten, die den Knochenstreifen oder sogenannten Hautknochen ähnlich ist, welche sich vom Vomer und Palatinum des Axolotl so leicht absprengen lassen.

Wie die Kieferzähne, so sind im Wesentlichen auch die Gaumenzähne der Salamandrinen und Batrachier auf den sie tragenden Skeletstücken befestigt (Taf. II. Fig. 1, 2, 5, 6). Auf der Oberfläche derselben erhebt sich, entsprechend dem Verlauf der Zahnreihe, eine niedrige Knochenleiste (F.), deren innere Seite nach einwärts allmählich schräg abfällt. Wie bei den Kieferknochen, bezeichne ich sie als Processus dentalis. Der veränderten Oertlichkeit entsprechend ist sie freilich von geringer Höhe, bedingt aber dennoch mit ihrem Zahnbesatz eine wallartige Hervorwölbung der Schleimhaut nach der Mundhöhle zu. Auf ihrer Innenfläche sitzen die an der Basis schräg abgestutzten Zahnsockel fest und sind, da sie dicht neben einander stehen, mit ihren Seitenwänden unter einander verschmolzen. In hohem Grade ist dies bei den Vomerzähnen der Frösche der Fall, welche an macerirten Schädeln das Bild einer am oberen Rande ausgezackten Knochenwand liefern. Auch hier deuten wieder Nahtlinien (b) die Verwachsungsstellen von Zahn und Knochen an.

Die Befestigung der Zähne an einem Processus dentalis scheint bei den Gaumenknochen nicht mit derselben Constanz wie bei den Kieferknochen zu erfolgen, worauf ein Befund vom Vomer eines Frosches hinweist (Taf. II. Fig. 6). Auf einer Reihe von Durchschnitten fand ich auf der Vomeroberfläche dicht hinter einander zwei Knochenleisten vor, von denen nur die hintere (0) Zähne trug, die vordere (F) unbezahnt war. Das Bild lässt sich wohl nicht anders erklären, als dass der ursprünglich vorhandene Processus dentalis eine Strecke weit ausser Function getreten ist, indem schon hinter ihm der nachwachsende Zahn sich mit dem Knochen in Verbindung gesetzt hat. Indem diese neue Befestigungsstelle auch von den folgenden Ersatzzähnen beim jedesmaligen Zahnwechsel eingenommen wurde, entstand hier eine zweite Knochenleiste, ein neuer Processus dentalis.

Der hier mitgetheilte Fall von einer Art Bildungsanomalie ist noch in anderer Hinsicht interessant, insofern er uns deutlich zeigt, wie der Processus dentalis eine durch die reihenförmige Anordnung der Zähne bedingte und an sie angepasste Veränderung der Knochenoberfläche ist. Darauf weist auch schon

der Umstand hin, dass alle eine Zahnreihe tragenden Knochen auf ihrer Oberfläche eine Leiste zur Befestigung der Zähne besitzen, während alle unbezahnten Knochen wie z. B. das Dentale und Palatinum des Frosches derselben entbehren.

Noch einige weitere Betrachtungen über die Bildung des Processus dentalis lassen sich hieran anknüpfen. Ich erwähnte schon früher, dass beim Zahnwechsel die Sockelsubstanz nicht vollkommen resorbirt wird, sondern dass lamellenartige Theile derselben mit dem Skeletknochen verbunden zurückbleiben und zur Vergrösserung der Knochenleiste beitragen. Aus dem Vorkommen mehrfach hinter einander liegender Nahtlinien musste hierauf geschlossen werden.

Bei einer Berücksichtigung dieses Umstandes liegt es nahe, die Entstehung des Processus dentalis überhaupt ganz auf eine Verschmelzung und Ansammlung nicht resorbirter Zahntheile zurückzuführen. Dass dies in der That der Fall ist, wird sich uns sofort zeigen, so wie wir den Vorgang in seiner phylogenetischen Entwicklung zu verfolgen suchen. Hierbei müssen wir von der vielreihigen als der ursprünglichen Anordnung der Zähneausgehen. Hier ist eine Knochenplatte — als Beispiel diene Siren — mit Zahnkegeln, die an ihrer Basis verschmolzen sind, bedeckt und in ihrer Masse gleichmässig verdickt. Einen Uebergang bildet Vomer und Palatinum von Siredon, deren Bezahnung schon eine Reduktion erfahren hat und deren Oberfläche nur durch einen Knochenstreifen verdickt ist, gebildet durch die unter einander verschmolzenen alternirend stehenden Zähne (Taf. III. Fig, 8). Man würde diesen Knochenstreifen als Processus dentalis bezeichnen, wenn seine Verbindung mit der Knochentafel eine festere und überhaupt seine äussere Beschaffenheit eine weniger variable wäre. Dies hängt aber mit der alternirenden Stellung der Zähne und mit dem Umstand zusammen, dass der Ersatzzahn nicht immer genau die Stelle seines Vorgängers einnimmt. Treten diese Veränderungen ein, ist die einreihige Stellung und mit ihr auch der Befestigungsort jedes neuen Ersatzzahnes ein constanter geworden, so wird der Zahnreihe entsprechend eine Verdickung der Knochenoberfläche in regelmässiger Weise erfolgen, durch die Ansammlung nicht resorbirter Zahntheile wird eine Leiste entstehen.

Wie wir in der Weise im Stande sind, den Processus dentalis auf die Zähne, gleichsam auf seine Urheber, zurückzuführen, so lässt sich auf der andern Seite auch wieder nicht verkennen, dass die

äussere Form der Zähne in vieler Beziehung von der Beschaffenheit des Processus dentalis und ihrer Befestigung auf demselben beeinflusst wird. Denn während bei Axolotl die Basis der Gaumenzähne horizontal verläuft, ist die Basis des Sockels bei den Salamandrinen und Batrachiern schräg abgestutzt, die äussere Sockelwand wird dadurch viel niedriger als die innere und zwar in einem höhern Grade bei den Kiefer- als bei den Gaumenzähnen entsprechend der grösseren Höhe und der steiler abfallenden Innenfläche des Processus dentalis der Kieferknochen. Während ferner bei Axolotl die Zahnkegel gerad gestreckt sind, sind sie hier mehr nach innen gekrümmt; während dort die Pulpahöhle direct nach unten und durch zahlreiche kleinere Kanäle nach den Seiten sich öffnet, ist hier an der Innenwand eine grössere Oeffnung zum Durchtritt der Gefässe entstanden. Eine Abhängigkeit dieser veränderten Formverhältnisse von der veränderten Befestigung ist nicht zu verkennen.

Nachdem wir in den vorhergehenden Zeilen die verschiedene Befestigung der Zähne auf den Skeletknochen, die Entstehung eines Processus dentalis aus nicht resorbirten Zahntheilen und endlich den Einfluss desselben auf die Form der Zähne kennen gelernt haben, bleibt uns noch das Lagerungsverhältniss der Zähne zur umgebenden Mundschleimhaut zu betrachten übrig.

Wie bekannt, sind die kleinen Zähnchen der Amphibien der Art in der Mundschleimhaut versteckt, dass man bei Betrachtung eines unversehrten Amphibienkopfes nur ihre äussersten Spitzchen aus dem Epithel hervorragen sehen kann. Bei sehr kleinen Zähnen ist es daher oft leichter mit der Hand durch das Gefühl als mit den Augen von ihrer Anwesenheit sich zu überzeugen. Auf dieses Vergrabensein der Amphibienzähne in der Mundschleimhaut haben schon Leydig, Sirena und Heinecke die Aufmerksamkeit gelenkt, die nähere Beziehung der Zähne zum bindegewebigen und epithelialen Theil der Schleimhaut jedoch nicht genauer angegeben. In dieselbe kann man sich sowohl durch Isolation von Zähnen als auch durch Anfertigung von Schnitten einen Einblick verschaffen. Wenn man von erhärteten Kieferstücken Zähne absprengt, so findet man dieselben zum grössten Theile von Epithelhülsen (H) eingescheidet. Dieselben bestehen aus zwei bis drei Lagen stark abgeplatteter Epithelzellen und lassen sich leicht mit der Nadel von der Oberfläche im Zusammenhang abstreifen. Wie nach verschiedenen Richtungen vorgenommene Durchschnitte zeigen, reicht die Epithel-

hülle am weitesten auf der Innenseite des Zahnes herab, wo sie den grössten Theil der Sockeloberfläche bedeckt (Taf. II. Fig. 1 u. 2, 4, 11, 12, 13. Taf. III. Fig. 4, 6, 9 H). An den Seitenwänden und an der Aussenwand des Sockels dringt sie, hier bis zur Verschmelzung der Zähne unter einander, dort bis zur Verwachsungsgrenze mit der Kante des Processus dentalis vor (Taf. II. Fig. 17). In der Lagerung der Epithelscheiden zum bindegewebigen Theil der Mundschleimhaut bestehen zwischen den Batrachiern und Salamandrinen Verschiedenheiten. Bei den Batrachiern wird die Innenwand der Epithelscheiden direct vom Epithel der Mundhöhle gebildet. Hat man dasselbe abgepinselt, so liegen die Zähne in Nischen des sich wallartig erhebenden bindegewebigen Theils der Schleimhaut. Bei den Salamandrinen dagegen wird die innere Wand der Scheide bis zur Spitze des Zahnes noch von einer dicken Bindegewebslamelle bedeckt. Die Zähne liegen daher in einzelnen grubenartigen Fächern der Mundschleimhaut. Die Innenwand der Scheide ist nicht direct Mundhöhlenepithel wie beim Frosch, sondern eine in die Tiefe gewucherte Verlängerung desselben (vergleiche Taf. II. Fig. 3, 14 mit 18).

c) Histologische Zusammensetzung der Zähne.

Ueber die histologische Zusammensetzung der Zähne finden sich in der Literatur die widersprechendsten Angaben vor. Ob die Zähne der Amphibien aus Zahnbein allein, oder aus Zahnbein und Schmelz, oder aus Zahnbein, Schmelz und Cement bestehen, ob bei einem Theil der Amphibien vielleicht dieses, bei einem andern jenes der Fall sei, das sind Fragen, die zur Zeit nach den vorliegenden Untersuchungen sich nicht mit Bestimmtheit beantworten lassen.

Nach der Ansicht älterer Untersucher, wie Cuvier[1]), Meckel[2]), Dugès[3]), Owen[4]), sollen die Zähne der Amphibien gleich denen der übrigen Wirbelthiere aus zwei Substanzen zusammengesetzt sein, nämlich aus Zahnbein und Schmelz, welch letzteres einen dünnen Ueberzug über der Zahnkrone bilden und durchsichtig, dicht und feinfaserig sein soll. Demgegenüber spricht sich

1) Cuvier, Leçons d'anat. comp. T. III. S. 109.
2) Meckel, System der vergl. Anat. T. IV. S. 18.
3) Dugès, l. c. S. 20 u. 158.
4) Owen, l. c. S. 183 u. 185.

Leydig in seinem Lehrbuch[1]) dahin aus, dass Schmelz und Cement, wie überhaupt den Zähnen der niederen Wirbelthiere, so auch denen der Amphibien fehle, und dass die Zähne der genannten Thiere einzig und allein aus verknöchertem Bindegewebe, d. h. aus Zahnbein oder Elfenbein bestünden. An einem anderen Orte[2]) erklärt er das, was man Schmelz nennen könne, für die compactere, weil weniger von Kanälchen durchzogene Grenzschichte des Zahnbeins. Die Anschauung Leydig's ist in der Wissenschaft eine Zeit lang, wie es scheint, die allgemein herrschende geworden, wenigstens ist sie in die meisten Lehrbücher übergegangen. Man vergleiche hierüber den Artikel über Zähne in Milne Edward's Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, in welchen die Zähne nach ihrem Bau in Dents steganosomes, Zähne mit Schmelz und häufig auch Cement, und in Dents gymnosomes, Zähne ohne Schmelz und Cement, — zu letzteren sollen die Zähne der Amphibien gehören — eingetheilt werden. Ferner vergleiche man Gegenbaur's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie 2. Aufl. und Waldeyer's Aufsatz über Bau und Entwicklung der Zähne in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben[3]), wo noch besonders hervorgehoben wird, dass bei manchen Thieren, denen Owen Schmelz vindicire, wie z. B. Rana, ein solcher nicht existire.

In den zwei neuesten Arbeiten über Amphibienzähne von Santi Sirena[4]) und von Heinecke[5]) wird auf die älteren Anschauungen von Cuvier und Owen zum Theil wieder zurückgegangen. Sirena lässt bei einem Theil der Amphibien (Siredon pisciformis und Triton) die Zähne nur aus Dentin bestehen, dagegen bei einem andern Theil, wie z. B. beim Frosch, die Zahnkrone noch von einem dünnen Schmelzüberzug bedeckt sein, welcher beim Schleifen des Zahns leicht abspringen, nie Kanälchen enthalten und in Salzsäure sich auflösen soll. Bei der Frage nach der morphologischen Bedeu-

1) Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. S. 302—303.

2) Leydig, Die Molche der würtemb. Fauna. l. c. S. 246.

3) Stricker, l. c. S. 351.

4) Sirena, l. c. S. 128 u. 129. Fälschlicher Weise giebt Sirena an, dass Owen den Zähnen der Amphibien den Schmelz abspreche, was hiermit berichtigt sei.

5) Stricker, l. c. S. 574.

tung des Ueberzugs drückt sich Sirena mit einer gewissen Reserve aus, indem er sagt: Er glaube die Substanz mit dem Email der höheren Thiere vergleichen zu dürfen, ohne eine volle Uebereinstimmung behaupten zu wollen. Heinecke findet wie Sirena Schmelz auf den Zähnen bei Fröschen, ausserdem aber auch bei Tritonen. Er stützt sich hierbei hauptsächlich auf das Verhalten der Zahnsubstanzen gegen stärkere und schwächere Salzsäure, auf welches er ausführlicher eingeht.

Nach diesem kurzen Abriss des Entwicklungsganges, welchen unsere Kenntniss vom Bau der Amphibienzähne genommen hat, wende ich mich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen.

Der bei den Zähnen der Batrachier und Salamandrinen schon äusserlich wahrnehmbaren Trennung in einen oberen und in einen unteren Theil, in eine Zahnkrone und in einen Zahnsockel entspricht eine histologische Differenzirung. Dieselbe findet man bei mikroskopischer Untersuchung auch an den Zähnen von Siredon pisciformis vor, obwohl diese sich, wie bereits erwähnt, nach der Beschaffenheit ihrer Aussenfläche nicht in einen oberen und in einen unteren Theil zerlegen lassen. Um diese histologische Verschiedenheit der Zahnspitze und der Zahnbasis bei Siredon pisciformis und ihre Uebereinstimmung mit den gleichbeschaffenen Theilen der Triton- und Froschzähne auszudrücken, wollen wir auch hier erstere als Zahnkrone und letztere als Zahnsockel bezeichnen.

Die Zahnkrone der Amphibienzähne besteht der Hauptmasse nach aus Zahnbein. Die Zahnbeinröhrchen (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig. 1 u. 4) sind sehr fein und zahlreich; sie entspringen dicht nebeneinander von der Oberfläche der Pulpahöhle und verlaufen in der homogenen Grundsubstanz bis zur Oberfläche meist in paralleler Richtung. Nach der Peripherie zu theilen sie sich mehrfach in feine Zweige und hängen mit benachbarten Röhrchen durch sehr zahlreiche Nebenästchen zusammen, so dass ein dichtes Röhrennetz entsteht. In den oberflächlichen Schichten des Zahnbeins finden sich beim Frosch einige knochenkörperartig gestaltete Räume (Taf. II Fig. 7n u. 9), welche mit den Dentinröhrchen in Verbindung stehen. Schon Owen gedenkt ihrer, indem er die Endästchen der Dentinröhren in einem reichen Saume von »kalkführenden Zellen« enden lässt. Ich traf sie immer nur vereinzelt an. Die Körperchen entsprechen den als Interglobularräumen im Zahnbein der höheren Thiere beschriebenen Bildungen, welche

sich in gleicher Weise auch bei Selachiern und Teleostiern vielfach vorfinden. Wahrscheinlich verschmelzen in ihnen die Ausläufer der Odontoblasten untereinander und bilden so Protoplasmaanhäufungen, von denen dann weiter Fädchen in die Rinde ausstrahlen [1]). Die Innenfläche des Zahnbeins ist, wie Leydig und Heinecke schon angeben, nicht glatt, sondern mit vorspringenden Kugeln und Zäckchen bedeckt, welche besonders zahlreich an dem unteren Ende der Zahnkrone, wo dieselbe dem Sockel aufsitzt, vorgefunden werden. Schichtungsstreifen, wie ich sie im Dentin der Selachierzähne beobachtete, konnte ich bei den Zähnen der Amphibien nicht wahrnehmen.

Die Oberfläche der Zahnkrone ist von einer dünnen Kruste einer das Licht stärker brechenden, sehr durchsichtigen Substanz bedeckt (Taf. II Fig. 7, 8, 10 etc. S. Taf. III Fig. 1—6, 9, 18 S). Beim Frosch ist dieselbe farblos, bei den Tritonen, Salamandern und Axolotl dagegen gelbbraun gefärbt. Sie bildet vorzugsweise die früher beschriebenen Spitzen und Zinken der Zähne. Von der Spitze nach abwärts verdünnt sich die Kruste sehr rasch zu einer sehr dünnen Membran und ist bald nicht mehr wahrzunehmen. Zur Untersuchung eigenen sich am besten die noch jungen mit dem Knochen noch nicht verwachsenen Reservezähnchen, die man an macerirten Schädeln leicht aus dem Gewebe abstreifen und bei den stärksten Vergrösserungen betrachten kann (Taf. II Fig. 7 u. 8 Taf. III Fig. 5 S). Hierbei findet man, dass die Kruste vom Zahnbein durch eine deutlich wahrnehmbare Linie getrennt ist. Der Einwirkung von Säuren gegenüber zeigt die Kruste ein vom Dentin abweichendes Verhalten, über welches Sirena [2]) und besonders Heinecke [3]) genaue Angaben gemacht haben. Wenn man zu einem Zahn unter dem Mikroskop eine sehr verdünnte Salzsäurelösung oder eine mässig starke Essigsäure zusetzt, so verlieren Sockel und Zahnbein langsam ihren Kalkgehalt, die oben beschriebene Kruste aber leistet der Säure wenigstens sehr lange Widerstand. Da jetzt die Grenze zwischen Kruste und Zahnbein schärfer hervortritt, kann man deutlich erkennen, dass erstere die Zahnkrone bis zur Mitte überzieht.

---

1) Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier l. c. S. 372.

2) Sirena, l. c. S. 129.

3) Heinecke, l. c. S. 575.

Durch das Quellen des Zahnbeins entstehen Sprünge in ihr, durch welche sie in kleine Plättchen zerfällt. Bei Zusatz von etwas stärkerer Säure wird auch die Kruste entkalkt. Es bleibt eine Grundsubstanz zurück, die auf ihrer Oberfläche von einer dünnen sich deutlich absetzenden Membran überzogen wird (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig. 18 O). Diese Membran lässt sich nach abwärts noch weiter verfolgen als die Kruste herabreicht, da sie nicht nur die Zahnkrone, sondern auch den oberen Theil des Sockels einhüllt. Während die entkalkte Grundsubstanz in der Säure allmählich zu quellen anfängt und dann aufgelöst wird, indem sie wie Schnee unter den Augen wegschmilzt, leistet die Membran selbst den stärksten Säuremischungen Widerstand und bleibt zusammengefaltet dem Dentinkegel aufliegen. An Schnittpräparaten durch entkalkte Kiefer findet man in der Regel die Kruste auf der Zahnspitze vollkommen verschwunden, wenn man nicht die Entkalkung sehr langsam in schwach eingesäuertem Brennspiritus vorgenommen hat.

Eine feinere Struktur konnte ich in den gelbbraun gefärbten Spitzen der Triton- und Axolotlzähne nicht erkennen, dagegen nahm ich in der Kruste, welche die Krone des Froschzahns bedeckt, eine solche wahr (Taf. II Fig. 10, Taf. III Fig 18). Hier lassen sich nämlich zwei Arten von Streifen unterscheiden, von welchen die einen parallel zur Oberfläche verlaufen und abwechselnd hell und dunkel schattirt sind, die andern als feine dichtgedrängt stehende dunkle gerade Linien rechtwinklig dieselben durchsetzen. An Zähnen, welche in dickflüssigen Canadabalsam eingeschlossen sind, erscheinen die letzteren zum Theil mit Luft erfüllt und bilden eine directe Verlängerung der Dentinröhrchen bis zur Oberfläche der Zahnkrone. Dasselbe Resultat erhält man auch, wenn man zu getrockneten Zähnchen unter dem Mikroskop dünnflüssigen Canadabalsam treten lässt. Im ersten Augenblick des Umfliessens bleibt wenigstens ein Theil der Kanälchen mit Luft injicirt, später füllen sie sich mit Balsam und sind dann nur noch als matte Linien erkennbar. Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, rühren die zur Oberfläche der Kruste senkrecht verlaufenden Linien von Verlängerungen der Dentinröhrchen her, welche in die Kruste eingedrungen sind. Die rechtwinklig sie kreuzenden helleren und dunkleren Linien halte ich für Schichtungsstreifen.

Was die Deutung der in Salzsäure sich lösenden Substanz anbetrifft, so stimme ich vollkommen Sirena und Heinecke bei,

welche sie für Schmelz halten. Die Angaben älterer Untersucher wie Cuvier, Owen, Dugès etc. werden dadurch wieder bestätigt und zur Geltung gebracht. Für Schmelz muss die in Frage stehende Substanz erklärt werden, weil sie in chemischer und physikalischer Beziehung vom Zahnbein von Grund aus verschieden ist, dagegen hierin dem Schmelz der höheren Thiere gleicht. Der Umstand, dass sie von letzterem in einigen morphologischen Eigenthümlichkeiten abweicht und nicht aus Prismen zusammengesetzt ist, giebt keinen Grund ab, sie für etwas anderes als für Schmelz zu halten [1]). Das Eindringen von Dentinröhrchen in den Schmelz — wir bezeichnen diese Endstücke als Schmelzröhrchen — ist ein sich häufig darbietender Befund und weiter verbreitet als man seither angenommen hat [2]). Das auf der Oberfläche des Zahnes bei der Entkalkung sichtbar gewordene Häutchen (O) entspricht dem Schmelzoberhäutchen der Säugethierzähne. Da es indessen nicht nur den Schmelz, sondern auch direct das Zahnbein überzieht und sogar auf den oberen Theil des Sockels, soweit die Epithelscheide reicht, sich heraberstreckt, empfiehlt es sich, dasselbe mit dem allgemeineren Namen einer Zahncuticula (Waldeyer) zu belegen.

Zu den zwei Gewebsarten, dem Dentin und dem Schmelz, welche die Zahnkrone zusammensetzen, tritt als dritte das Gewebe des Zahnsockels hinzu (Taf. III Fig. 1—4, 8, 9. C). Vom Dentin unterscheidet sich dasselbe durch den Mangel der Zahnbeinröhrchen. Auch ist seine Grundsubstanz nie so gleichmässig homogen wie diejenige des Dentins, sondern erscheint auf Längschnitten undeutlich streifig und faserig, auf Horizontalschnitten dagegen fein punktirt und körnig. Ferner findet man bei allen Amphibien einzelne Zellen als Knochenkörperchen (r) in dieselbe eingeschlossen. Die Quantität der eingeschlossenen Zellen ist nach den einzelnen

---

1) Ich verweise in dieser Beziehung auf meine frühere Arbeit über die Selachierzähne, an welchen ich gleichfalls Schmelz nachgewiesen und die Gründe eingehender erörtert habe, welche bei der Bezeichnung der Substanz als Schmelz in's Gewicht fallen.

2) In der Jenaischen Zeitschrift für Naturwiss. Band VIII S. 373 u. 374 habe ich Röhrchen im Schmelz der Selachierzähne beschrieben und die Beobachtungen anderer Forscher zusammengestellt, aus welchen die weite Verbreitung der Schmelzröhrchen in den Zähnen der verschiedensten Wirbelthiere hervorgeht.

Arten sehr verschieden. Während man bei den Batrachiern Zellen in reicher Zahl antrifft, bemerkt man deren nur wenige bei den Salamandrinen und bei Axolotl. Bei den Batrachiern ist die Vertheilung der Zellen in der Substanz des Sockels nach den höher oder tiefer gelegenen Partieen desselben wieder eine verschieden reiche (Taf. II Fig. 15, 17. Taf. III Fig. 3, 4). In der Grenzschicht nach dem Dentin zu sind sie am spärlichsten vertreten, nehmen von da nach unten an Häufigkeit zu und liegen am dichtesten an den Verwachsungsstellen des Zahnes mit dem Knochen oder der Seitenwände der Zähne untereinander. Die Knochenkörperchen sind von runder oder ovaler Form und hängen, wie die Betrachtung unentkalkter Zähne lehrt, durch feine sich verästelnde Ausläufer unter einander zusammen (Taf. III Fig. 12). Durch ihre Form unterscheiden sie sich auf Frontal- und namentlich auf Horizontalschnitten auffallend von den Knochenkörperchen des Skeletknochens (Taf. II Fig. 14 r). Während letztere schmal, langgestreckt und der Oberfläche des Knochens parallel in einer Richtung verlaufen, sind erstere mehr gleichmässig rund und grösser und sind mehr der Oberfläche der Zahnhöhle in der Richtung der Längsaxe des Zahnes parallel gerichtet[1]).

Bei den Salamandrinen findet man dicht über oder in der Verwachsungslinie des Zahns mit dem Knochen nur einige wenige Zellen eingeschlossen, während der obere Theil des Sockels durchaus zellenfrei ist. Taf. III Fig. 13 zeigt eine auf dem Längsschnitt getroffene Seitenwand eines Sockels mit einer Zellenreihe, welche, weil oberhalb der Nahtlinie gelegen, zum Kieferknochen nicht mehr zu rechnen ist. Auch in den die Pulpahöhle trennenden mit einander verwachsenen Seitenwänden zweier Sockel erblickt man hie und da ein Knochenkörperchen (Taf. II Fig. 18). Bei Siredon pisciformis enthalten gleichfalls nur die untersten Partieen der Zahnkegel und die sie verbindende Kittsubstanz einzelne Zellen, während der übrige Theil bis zum Zahnbein vollkommen strukturlos ist (Taf. III Fig. 6 u. 8).

Wenn es jetzt die Frage zu beantworten gilt, welchem von den Geweben, die den Zahn der höheren Wirbelthiere zusammen-

---

1) Diese Verschiedenheit im Aussehen der Knochenkörperchen des Sockels von denen des übrigen Knochens hat Sirena auch vom Zahn der Lacerta agilis sehr deutlich abgebildet.

setzen, das Sockelgewebe entspricht, so kann es für die Batrachier wohl keinen Augenblick fraglich sein, dass es echtes Zahncement ist. Dem Zahnsockel der Frösche ist aber der Sockel der Tritonen homolog, wie schon oben gezeigt worden ist. Die Tritonenzähne besitzen daher gleichfalls Cement, aber ein Cement, welches zum grössten Theil völlig homogen und zellenfrei ist und nur in dem an den Knochen angrenzenden Theil einige wenige Zellen eingeschlossen enthält. Schwieriger würde die Frage nach der Bedeutung der Gewebe bei Axolotl zu beantworten sein, wenn seine Zähne allein zur Untersuchung vorlägen. Denn bei dem continuirlichen Uebergang des oberen in den unteren Theil des Zahnkegels würde man die homogene Grundsubstanz des letzteren wohl leicht für Zahnbein, welches keine Dentinröhrchen besitzt, halten. Nun lehrt aber eine einfache Vergleichung, dass der Sockel der Tritonzähne der Basis der Zahnkegel bei Axolotl entspricht. Denn abgesehen davon, dass bei letzterem die Verkalkung an der Grenze zwischen Krone und Sockel eine vollständige, bei ersteren eine unvollständige ist, gleichen sich beide in jeder Hinsicht. Wir können hieraus schliessen, dass überhaupt alle Amphibienzähne nicht nur aus Dentin und Schmelz, sondern auch aus Cement zusammengesetzt sind.

Durch das so erhaltene Resultat rücken einige der früher erwähnten Thatsachen in ein anderes Licht. Das Cementgewebe ist es, durch welches die Zähne an ihrer Basis untereinander und mit den Skeletknochen verwachsen. Verbundene Cementtheile setzen die Schleimhautknochen z. B. an den Gaumenplatten von Siredon zusammen, so dass wir dieselben viel treffender als Zahnknochen bezeichnen können. Zahncement endlich ist es, durch dessen unvollständige Resorption und wiederholte Neubildung im Laufe mehrerer Zahngenerationen Knochenleisten (Processus dentales) entstehen.

Die dergestalt aus drei verschiedenen Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement zusammengesetzten Zähne der Amphibien besitzen im Innern eine geräumige Pulpahöhle. In der Zahnspitze eng, erweitert sie sich ziemlich beträchtlich im Sockel und öffnet sich bei den an einer Knochenleiste befestigten Zähnen nach aussen durch eine weite Oeffnung in der Innenwand. Durch dieselbe empfängt sie ihre Blutgefässe, welche im Inneren der Zahnhöhle in feinere Capillaren zerfallen. Ob auch Nerven eintreten, wurde zwar nicht beobachtet, ist aber wohl kaum zu bezwei-

feln. Untereinander hängen die Pulpahöhlen benachbarter Zähne durch kleinere Kanäle zusammen, welche die gemeinsame Zwischenwand ihrer Sockel durchbohren. Anstatt einer grösseren Oeffnung im Sockel findet sich an den Zähnen des Operculare und der Gaumenknochen von Siredon eine grössere Anzahl kleinerer Oeffnungen im Cement der Zahnbasis vor (Taf. III Fig 8 m). Die Pulpa wird von einem zellenreichen Bindegewebe gebildet. Auf ihrer Oberfläche liegt eine zusammenhängende von dem unterliegenden Gewebe nicht scharf abgesetzte epithelähnliche Schicht. Dieselbe besteht aus spindelförmigen Zellen, welche in der Zahnkrone Ausläufer in die Dentinröhrchen schicken. Im Zahnsockel liegen die Zellen an der Wand angeschmiegt, ohne mit Ausläufern in sie einzudringen. Eine eigenthümliche Weise der Lagerung zeigen sie bei Triton und Salamandra (Taf. III Fig. 11), wo sie mit ihrem spitzen Ende nach abwärts gekehrt der Sockelwand fest anliegen, während sie mit dem andern kolbig verdickten und kernführenden Ende mit nach unten concavem Bogen nach innen gekrümmt sind und von dem Knochen abstehen. Es kommen hierdurch die Zellen schindelartig übereinander zu liegen, indem ihre Längsaxe von innen oben nach unten und aussen gerichtet ist. Während die im oberen Theil des Zahnes liegende Epithelschicht eine Odontoblastenschicht ist, gewinnt die im unteren Theile liegende Schicht, welche mit der ersteren continuirlich zusammenhängt, die Bedeutung einer Cementmembran oder einer Osteoblastenschicht.

d) Vergleichung der Zähne der Amphibien mit den Zähnen der Selachier und der Säugethiere.

Nachdem wir die Zähne der Amphibien nach Form, Befestigungsweise und histologischer Zusammensetzung genauer kennen gelernt haben, sind wir in den Stand gesetzt, eine Vergleichung derselben einerseits mit den Zähnen niederer Wirbelthiere, speciell der Selachier, andererseits mit den Zähnen höherer Wirbelthiere vorzunehmen und so die Stellung zu erkennen, welche die Amphibienzähne in der Entwicklung des Zahnsystemes einnehmen. Da nicht allen Lesern der Bau des Haifischzahnes im Einzelnen bekannt sein wird, so schicke ich hier eine kurze Beschreibung desselben voraus, indem ich bezüglich der näheren Thatsachen und ihrer Begründung auf die in der Jenaischen Zeitschrift erschienene Arbeit verweise.

Der Zahn der Haifische (Taf. I Fig. 15) besteht wie überhaupt jeder Dentinzahn aus drei Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement. Das Dentin (D) der Haifischzähne tritt in den verschiedensten Formen auf. Der Schmelz (S) zeigt keine Prismenstructur, sondern ist nur aus sehr feinen Fasern und Nadeln zusammengesetzt. Das Cement (C) enthält keine Zellen eingeschlossen und besteht aus einer Anzahl von Bindegewebslamellen, die sklerosirt und verkalkt die Verbindung zwischen Zahnbein und unverkalktem Schleimhautgewebe herstellen. Der Zahn ist nur in der Schleimhaut und zwar in deren oberflächlichsten Bindegewebslagen vermittelst seines Cementes befestigt, und ragt daher der Dentintheil über die Schleimhautoberfläche frei hervor. In der äusseren Form sind die Haifischzähne sehr mannigfaltig in Anpassung an eine verschiedene Lebensweise gestaltet, doch lässt sich die Verschiedenheit aus einer Grundform ableiten, welche meist noch die embryonalen Zähne zeigen und welche im Grossen und Ganzen der Form der Placoidschuppen sehr ähnlich ist. Bei dieser Grundform kann man zwei Theile äusserlich unterscheiden, erstens eine quadratische Platte, welche den Cementtheil des Zahnes bildet und flach in den oberflächlichen Schleimhautschichten ausgebreitet den Zahn befestigt, und zweitens den aus der Schleimhaut hervorragenden Theil des Zahns, seinen eigentlich functionirenden Körper, die Zahnkrone, welche aus Dentin und Schmelz besteht und in ihrer Form am meisten variirt.

Eine Vergleichung der Haifisch-, Amphibien- und Säugethierzähne untereinander lehrt uns, dass alle drei einerseits eine gewisse Summe übereinstimmender Charaktere aufzuweisen haben, auf der andern Seite aber in einer grossen Zahl von Einrichtungen von einander wiederum abweichen.

Eine Uebereinstimmung herrscht in der so wichtigen Thatsache, dass jeder Zahn aus drei Geweben, aus Dentin, Schmelz und Cement besteht und muss hieraus allein schon auf die Gemeinsamkeit ihrer Abstammung, ihrer ersten Entstehung, mithin auf eine Homologie dieser Bildungen geschlossen werden. Denn wie ich schon früher betont habe, erscheint die Annahme, dass eine so eigenartige Combination dreier so charakteristischer Gewebsformen, wie sie den Zahn bilden, zu wiederholten Malen in verschiedenen Thierordnungen entstanden sei, im höchsten Grade unwahrscheinlich und kann daher nicht aufrecht erhalten werden. Auf

diese Uebereinstimmung im Bau der Haifisch-, Amphibien- und Säugethierzähne möchte ich an dieser Stelle noch einmal ganz besonders aufmerksam gemacht haben, da über diesen Punkt bis jetzt ganz entgegengesetzte Ansichten geherrscht haben. Die histologische Zusammensetzung der Amphibienzähne ist ein neuer Beweis für die Richtigkeit des an einem anderen Orte [1]) aufgestellten Satzes, dass alle Dentinzähne der Wirbelthiere ursprünglich aus drei Gewebsarten, aus Dentin, Schmelz und Cement bestehen [2]).

Die Zähne der Amphibien und die Zähne der Selachier stimmen weiterhin auch noch in ihrer äusseren Form überein, insofern man bei beiden einen aus Cement bestehenden unteren Theil von dem oberen Theil, der Zahnkrone, unterscheiden kann. Die Basalplatte der Selachierzähne und den Sockel der Amphibienzähne müssen wir daher für homologe Bildungen erklären.

Bei dieser auf Vererbung beruhenden Uebereinstimmung im ganzen Bauplan der Zähne ergiebt eine Vergleichung im Einzelnen oft grosse Verschiedenheiten. Dies betrifft sowohl die Ausbildung der drei Zahngewebe, als auch die Lage, die Befestigung und die Form der Zähne.

Von den Geweben verdient die verschiedene Beschaffenheit des Cements noch einmal kurz hervorgehoben zu werden. Während dasselbe bei den Selachiern aus verkalkten Bindegewebslamellen ohne Einschluss von Zellen besteht, ist es bei den Säugethieren reines Knochengewebe mit zahlreichen eingestreuten Knochenkörperchen. Diese einander scheinbar fremdartigen Gewebsbildungen werden durch die Beschaffenheit des Cements der Amphibienzähne mit einander verknüpft. Denn bei Siredon und den Salamandrinen gleicht dasselbe in seinen histologischen Eigenschaften mehr

---

1) Jenaische Zeitschrift. Band VIII. S. 398—402.

2) Hierfür lassen sich noch einige weitere Thatsachen anführen. So hat neuerdings Heinecke auf den Zähnen einer grossen Anzahl Knochenfische Schmelz nachgewiesen. Dass dieselben auch Cement besitzen, geht aus seiner Abbildung Taf. XXVIII Fig. 3 deutlich hervor. Die Zähne der Reptilien sind gleichfalls aus Dentin, Schmelz und Cement gebildet, wie die Untersuchungen und Abbildungen von Owen und Sirena lehren und wie ich aus eigenen Untersuchungen bestätigen kann. Sollten irgendwo echte Dentinzähne ohne Schmelzbekleidung zur Beobachtung kommen, so muss das Fehlen des Schmelzes als Rückbildung erklärt werden.

dem Cement der Selachier, bei den Fröschen durch den Besitz zahlreicher Knochenkörperchen mehr dem Cement der Säugethiere. Schon aus dieser Thatsache folgt, dass man es hier nicht mit principiellen, sondern nur mit graduellen Verschiedenheiten, das heisst, mit verschiedenen Differenzirungsstufen eines und desselben Gewebes zu thun hat.

In der Lage weichen die Zähne der Amphibien und Säugethiere in übereinstimmender Weise von denjenigen der Selachier ab. Während letztere in den oberflächlichen Lagen der Mundschleimhaut befestigt sind und mit der Zahnkrone vollkommen frei über dieselbe hervorragen, sind namentlich die Zähne der Amphibien tiefer in das Schleimhautgewebe eingesenkt und werden von diesem bis auf die Spitze scheidenartig in der früher geschilderten Weise umhüllt. Bei dieser Lageveränderung scheinen die Zähne selbst eine mehr passive Rolle zu spielen und scheint mir dieselbe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung dadurch bewirkt worden zu sein, dass auf der Oberfläche des Corium eine Anbildung neuer Bindegewebsschichten erfolgt ist[1]. Indem hierdurch die Schleimhaut wie das Integument im Ganzen sich verdickt hat, ist die Gewebsschicht, in welcher die Basis der Zähne normaler Weise festsitzt, tiefer zu liegen gekommen. Es werden daher die Zähne, indem sie ihre ursprüngliche Lage beibehalten, von der verdickten Schleimhaut umwuchert und eingehüllt werden.

Die verschiedene Befestigungsweise der Zähne der Amphibien und Säugethiere auf den Skeletknochen übergehe ich hier, da wir später im Stande sein werden, sie von den ursprünglichen Einrichtungen der Selachier abzuleiten. Was endlich die so verschiedenartige Form der Haifisch-, Amphibien und Säugethierzähne anbelangt, so drängt sich uns bei einer Vergleichung derselben die Frage auf, welche von ihr wohl am meisten der Urform des Zahnes gleicht. Man muss hierbei zwischen der Urform des Cementtheils und der Urform der aus Schmelz und Dentin zusam-

---

1) So sind z. B. die gekreuzten Bindegewebslamellen, welche bei den Petromyzonten unmittelbar unter der Epidermis liegen, bei den Amphibien von einer dicken Bindegewebsschicht bedeckt, in welcher die Hautdrüsen eingeschlossen sind. Bei den Selachiern aber liegt die Basalplatte der Placoidschuppen und Zähne in der bei ihnen oberflächlich gelegenen Schicht der gekreuzten Bindegewebslamellen.

mengesetzten Zahnkrone unterscheiden. Erstere finde ich am meisten in der Basalplatte der Schleimhautzähnchen der Selachier erhalten. Die Platte entsteht in ganz regelmässiger Weise durch eine Verkalkung horizontal geschichteter Bindegewebslagen im nächsten Umkreis der sich entwickelnden Zahnkrone. Hierzu tritt als weiterer Beweisgrund, dass auch der Cementtheil der Placoidschuppen, welche ja den Zähnen homologe Bildungen sind, plattenartig beschaffen ist. Der Basalplatte der Selachierzähne gegenüber erscheint der Zahnsockel der Amphibien als eine mehr abgeänderte Bildung. Anders verhält es sich mit der Zahnkrone. Während dieselbe bei den Selachiern sehr variirt, bald höckerartig, bald schneidenartig breit, bald lanzenartig und oft mit Zacken und Zäckchen besetzt ist, ist sie bei den Amphibien durchweg sehr gleichartig und sehr einfach beschaffen. Da nun die Kegelform der Zähne ausserdem bei Fischen und Reptilien die vorherrschende ist, so hat die Annahme, dass die Krone der Zähne bei den Amphibien und namentlich bei Siredon uns am meisten die ursprüngliche Form erhalten zeigt, ihre Berechtigung.

3. Ueber den Zahnwechsel (Ersatz und Resorption).

Eine Untersuchung über den Zahnwechsel hat zwei verschiedene Aufgaben zu lösen und zerfällt dementsprechend in zwei Abschnitte, von welchen der eine über die Entstehung der Ersatzzähne, der andere über den Ausfall und die Resorption der alten Zähne zu handeln hat. Dem ersteren Abschnitte könnte man eine weitere Fassung geben, indem man in ihm zugleich auch das embryonale Entstehen der primären Zähne beschriebe; da indessen die Entwicklung der letzteren mit der Entwicklung des Knochenskelets in einem untrennbaren Zusammenhange steht, so erschien es nothwendig im Folgenden von dieser gemeinsamen Behandlung der Zahnentstehung überhaupt Abstand zu nehmen. Die Entstehung der primären Zähne wird daher im zweiten Theil dieser Arbeit zusammen mit der Entstehung der Skeletknochen zur Sprache kommen, hier aber wird nur die Entwicklung der Ersatzzähne beschrieben werden.

a) Entwicklung der Ersatzzähne.

Die Entwicklung der Ersatzzähne lässt sich bei den Amphibien sehr leicht verfolgen, weil bei ihnen wie bei allen niederen Wirbelthieren zu allen Zeiten des Lebens zahlreiche junge Zähne hinter

der im Gebrauch befindlichen und mit dem Skeletknochen verwachsenen Reihe sich entwickeln. Trotzdem widersprechen sich die in der Literatur hierüber gemachten Angaben in gleicher Weise wie die Angaben über den Bau der fertigen Zähne, was die folgende Zusammenstellung lehrt.

In seiner Odontographie lässt Owen die Zähne der Amphibien an der inneren Seite ihrer Vorgänger in Follikeln entstehen. Eine genauere Beschreibung gibt er von der Entwicklung der Zähne des Frosches. Bei diesem soll in der Schleimhaut des Oberkiefers hinter der Reihe der alten Zähne eine Spalte sich finden; an der äusseren Seite derselben sollen die Zahnkeime zunächst in der Form freier Papillen auftreten und dann von der Schleimhaut umwachsen und in Follikel eingeschlossen werden. An der Follikelwand, welche der Zahnspitze gegenüber liegt, soll eine Schmelzpulpa sich bilden [1]). In seinen älteren Arbeiten gibt Leydig an, dass die Ersatzzähne der Amphibien durch Verkalkung frei auf der Schleimhautoberfläche liegender Papillen entstehen, später hat er diese Ansicht wieder verlassen und in mehreren Arbeiten für die Zähne der Amphibien wie überhaupt für die Zähne der niederen Thiere (Saurier und Schlangen) einen allen früheren Beobachtungen widersprechenden Entwicklungsmodus aufgestellt. Da Leydig's Darstellung in prinzipiellen Punkten von den Resultaten abweicht, welche man für die Entwicklung der Säugethierzähne erhalten hat, so glaube ich ausführlicher auf dieselbe eingehen zu müssen. Als Anfang der Zahnentwicklung beschreibt Leydig [2]) bei Salamandra maculata kuglige Ballen von Zellen, welche im Grunde des die Kiefer- und Gaumenbeine überziehenden Epithels liegen und von diesem abstammen. Der Ballen soll sich von seiner Umgebung durch eine dunklere Beschaffenheit seiner Zellen mit bestimmter Umgrenzung abheben und sich später in der Weise sondern, dass in seinem Innern eine schwache halbkreisförmige Lichtung entsteht, wodurch es zur Bildung einer kurz-kegligen Warze (Papille) und eines dieselbe umhüllenden dickwandigen Säckchens kömmt. Ueber der Papille soll die Zahnkrone

1) Owen. Odontography. Seite 185.

There is a small enamel pulp developed from the capsule opposite the apex of the tooth.

2) Leydig. Ueber die Molche der würtemberg. Fauna. l. c. Seite 244—246.

als ein zartes Scherbchen auftreten, indem sowohl die Zellen der Papille wie die des Zahnsäckchens homogene, späterhin verkalkende Lagen abscheiden. Der so nur im Epithel der Schleimhaut entstandene Zahn soll später mit der Lederhaut und den Knochentheilen sich in Verbindung setzen. Leydig kommt auf diesem Wege zu dem Endergebniss, dass die Zähne der Amphibien wie der Hautpanzer eines Krebses Cuticularbildungen sind. Weitere Beschreibungen dieser besonderen Art der Zahnentwicklung hat Leydig ausser in der angeführten Arbeit noch in seiner Abhandlung über die in Deutschland lebenden Arten der Saurier[1]), sowie besonders in seiner Untersuchung über den Bau der Schlangenzähne gegeben[2]).

Gegen die hier referirte Auffassung Leydig's haben sich die zwei neuesten Bearbeiter dieses Gegenstandes, Sirena und Heinecke erklärt. Sirena unterscheidet bei den Amphibien zwei Arten der Zahnentwicklung. Die eine Art findet sich bei Siredon und Triton, deren schmelzlose Zähne auf freien Papillen entstehen sollen, die andere dagegen bei Rana temporaria, sowie bei den Reptilien, deren Zähne einen Schmelzbeleg besitzen und bei ihrer Entstehung in ein Zahnsäckchen eingeschlossen werden. Vom Mundhöhlenepithel aus soll sich hier ein Zellenstrang in die Tiefe senken und soll an seinem Grunde die Zahnpapille entstehen, indem die über ihr liegende Epithelzellenschicht sich in eine Schmelzmembran umwandelt und den Schmelz abscheidet. Das die Basis der Papille umgebende Gewebe soll in Knochensubstanz übergehen und die Verbindung des Zahnes mit dem Knochen herstellen, der Verbindungsstrang der Zahnanlage mit dem Mundhöhlenepithel soll später schwinden. Die Schmelzkeime der Ersatzzähne können nach Sirena auf zwei Weisen gebildet werden, entweder selbständig von dem Mundepithel aus, wie dies bei der embryonalen Bildung der Zähne geschieht, oder sie können auch von den Schmelzkeimen ihrer Vorgänger ihren Ausgangspunkt nehmen, wie es bei den bleibenden Zähnen der Säugethiere der Fall ist, indem die neuen Schmelzorgane von dem Epithelstrange, welcher die gebildeten Schmelzorgane der vorhergehenden Zähne mit dem Mundhöhlenepithel verbindet, hervorsprossen. Heinecke endlich, welcher nur die Entwicklung der Tritonzähne untersucht

1) Leydig. Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. 1872. Seite 106—107.

2) Leydig. Archiv für mikrosk. Anat. B. IX.

hat, weicht in seinen Ergebnissen sowohl von Leydig als auch von Sirena ab, von letzterem, indem er findet, dass auch bei Triton zur Bildung der Zahnanlage ein Epithelstrang in die Tiefe wuchert und ein Schmelzorgan und eine Schmelzmembran liefert.

Bei der Darstellung meiner eigenen Untersuchungen, zu denen ich mich nunmehr wende, sehe ich mich durch einige Verschiedenheiten, welche zwischen den Ersatzeinrichtungen der Perennibranchiaten und Salamandrinen einerseits und denen der Anuren andrerseits bestehen, veranlasst, die beiden Gruppen getrennt zu behandeln.

Bei Salamandra maculata, welche mir hauptsächlich zur Untersuchung gedient hat und auf welche daher die folgende Schilderung sich auch hauptsächlich bezieht, kann man mit der Pincette an der Innenseite der Kiefer eine Schleimhautfalte in ähnlicher Weise, wie ich es für die Selachier beschrieben habe, in die Höhe heben und unter ihr in dem so entstandenen Graben die jungen Zahnanlagen auf verschiedenen Entwicklungsstufen antreffen. Man kann mit der Pincette oder dem Messer dieselben zur mikroskopischen Untersuchung abstreifen und sich so einen ungefähren Einblick in die Entwicklung verschaffen, indem man bei Durchmusterung der Praeparate jüngere und ältere Zähnchen, sowie noch ganz aus Zellen zusammengesetzte Zahnanlagen antreffen wird. Doch wird bei dieser Art der Untersuchung, da die Theile aus ihrem Zusammenhange herausgerissen sind, leicht zu Täuschungen Veranlassung gegeben, so dass die Anfertigung von Schnitten als die einzig sichere Untersuchungsmethode anzusehen ist. An sie werden wir uns im Folgenden daher auch vorwiegend halten.

An Schnitten durch entkalkte Kiefer (Taf. II. Fig. 2, 12, 13. Taf. III. Fig. 5, 9) überzeugt man sich zunächst, dass die Wand, welche die Zahnanlagen trägt und die schützende Schleimhautdecke ein Ganzes bilden, dass mithin der beschriebene Graben ein durch die Praeparation geschaffenes Kunstproduct ist. An der Stelle, wo die Oberhaut an der Innenseite der entwickelten Zähne in die Tiefe dringt, um dieselbe mit einer Scheide zu umgeben, senkt sich noch eine zweite Epithelmasse (E) weiter nach einwärts in das Schleimhautgewebe. Dieselbe reicht noch tiefer hinab wie die andere Wucherung, entweder bis zur Basis des Zahnes oder sogar über dieselbe hinaus. Man erblickt diese Epithelmasse auf einer Reihe hintereinander angefertigter Schnitte in nahezu der gleichen Form, mag man nun nach aussen von ihr einen Zahn oder eine leere Stelle

des Kiefers auf dem Schnitte getroffen haben. Horizontalschnitte (Taf. II. Fig. 18, E) vervollständigen unsere Anschauung und zeigen uns, dass die Epithelwucherung an der Innenseite der Zähne, soweit diese reichen, als eine continuirliche Lamelle sich hinerstreckt, dass es somit nicht einzelne Epithelstränge, Zapfen oder Kolben sind, an welchen die Zahnanlagen entstehen, wie es Heinecke von Tritonen, Sirena vom Frosche und von Reptilien beschreibt. Da an dieser Lamelle junge Ersatzzähnchen entstehen, so werde ich sie im Anschluss an die in einer früheren Arbeit angewandte Nomenklatur Ersatzleiste nennen.

Die Ersatzleiste besteht aus zwei oder mehreren Zellenlagen, von welchen die dem Bindegewebe zugekehrten prismatisch gebildet und Fortsetzungen der untersten ihnen gleich gestalteten Zellenschicht der Epidermis sind. Vom Bindegewebe trennt sie eine bald mehr bald weniger deutlich wahrnehmbare Basalmembran (B). Sehr schwer, oft gar nicht zu erkennen ist dieselbe z. B. bei Triton taeniatus und igneus, bei welchen überhaupt die Grenze zwischen Bindegewebe und aufliegenden Epithelzellen nicht scharf ausgeprägt ist. Wenn zwischen den beiden aus prismatischen Zellen zusammengesetzten Lagen noch andere Epithelzellen dazwischen liegen, so sind dieselben platt zusammengedrückt und bilden gleichsam nur ein Ausfüllematerial. In ihrer oberen Hälfte hängt die Ersatzleiste durch senkrecht verlaufende dünne Brücken (g) mit den Epithelhüllen (H) der einzelnen ausgebildeten Zähne zusammen, wie dies am deutlichsten auf Horizontalschnitten (Taf. II. Fig. 18) erkannt wird. Aus diesem Zusamenhange der beiden Bildungen erklärt sich ein Bild, das man auf einen sagittalen Längsschnitt erhält, wenn dieser zufällig die Epithelbrücke getroffen hat. Man erblickt dann hinter dem festsitzenden Zahn an Stelle der innern Wand seiner Zahnscheide und der in einiger Entfernung von ihr getrennt liegenden Ersatzleiste einen breiten von Epithel gefüllten Graben (Taf. III. Fig. 6).

An der Aussenseite der Epithelleiste zwischen ihr und der functionirenden Zahnreihe liegen die Zahnanlagen auf verschiedenen Stufen der Entwicklung in der Tiefe der Schleimhaut. Die jüngsten befinden sich an der Kante der Epithelleiste; je älter sie werden, um so weiter rücken sie nach aussen und oben und nähern sich dem entwickelten Zahne.

Die jüngsten Zahnanlagen (Taf. III. Fig. 9 u. 16) bestehen aus einem Knötchen von Zellen, einer kleinen Papille, welche

an der Kante der Epithelleiste in diese hineingewuchert ist. In der Spitze der Papille liegen die Zellen dicht gedrängt aneinander, an der Basis entfernen sie sich indessen weiter von einander, indem Bindegewebsfasern sich zwischen sie hineinschieben. Es findet also ein continuirlicher Uebergang von den Zellen des Bindegewebes in diejenigen der Zahnpapille statt. Ihre Oberfläche ist von einer Membran (Taf. III. Fig. 16 B) überzogen, welche an der Basis der Papille in die Basalmembran der Epithelleiste übergeht, deren eingestülpter Theil sie ist. Auf der Membran, welche bei Salamandra maculata ganz besonders deutlich wahrzunehmen ist, liegt eine aus hohen Cylinderzellen zusammengesetzte einfache Epithelschicht (MS), welche am Grunde der Zahnanlage an Höhe continuirlich abnimmt, umbiegt und in die prismatische Zellenlage der Epithelleiste übergeht. Die grossen ovalen Kerne mit zwei und mehr Kernkörperchen liegen in dem peripheren Ende der langgestreckten Zellen [1]). Die Cylinderzellenmembran ist aus einer Grössenzunahme der unmittelbar auf der Papille gelegenen, durch die Wucherung eingestülpten Zellenschicht der Epithelleiste hervorgegangen. In Folge des Schnittes findet man sie zuweilen durch einen Zwischenraum von der zelligen Papille getrennt; es weist dies auf den lockeren Zusammenhang zwischen beiden hin, was verständlich erscheint, wenn man erwägt, dass beide Theile durch eine Basalmembran von einander geschieden sind.

Dem Mitgetheilten zu Folge bestehen die Zahnanlagen der Amphibien aus zwei Theilen, aus einer Papille und einer Cylinderzellenmembran auf derselben. Von diesen stammt die erste von Bindegewebszellen, die letztere von Epidermiszellen ab. Da somit bei den Amphibien, was ihre Zahnentwicklung betrifft, durchaus die gleichen Verhältnisse, wie bei den Selachiern und Säugethieren, sich vorfinden, so bezeichne ich auch wie dort die Papille als Dentinkeim und die auf ihr liegende Cylinderzellenschicht als Schmelzmembran.

Als bestes Untersuchungsobject empfehle ich demjenigen, der sich von der Richtigkeit der geschilderten Verhältnisse überzeugen will, Salamandra mac. und Siredon piscifor. Schnitte durch den

---

1) Eine Differenzirung des Inhaltes konnte ich an letzteren in der Weise, wie ich es für die Schmelzzellen der Selachierzähne beschrieben habe, nicht wahrnehmen (l. c. Seite 381).

Unterkiefer derselben liefern so überzeugende Bilder, dass von einem Zweifel über die Herkunft der einzelnen Zellen an gelungenen Praeparaten keine Rede sein kann. Uebrigens kann man sich auch bei Triton taeniatus Klarheit verschaffen, wie denn Heinecke das eben beschriebene Stadium der Zahnentwicklung von dieser Art gut abgebildet und beschrieben hat. Bei der Beweisführung, dass die Zahnanlage von Anfang an aus zwei Theilen besteht, von welchen der eine dem mittleren, der andere dem oberen Keimblatt angehört, lege ich auf drei Punkte besonderen Nachdruck: 1) dass die Papille an ihrer Basis in das Bindegewebe allmählich übergeht, 2) dass die sie bedeckende Cylinderzellenmembran am Grunde der Papille in die äussere Zellenschicht der Epithelleiste sich verfolgen lässt, und 3) dass zwischen beiden eine Basalmembran nachweisbar ist. Mit Heinecke gelange ich so zu wesentlich anderen Schlussergebnissen als Leydig, welcher die Amphibienzähne für reine Epithelproductionen hält, und mögen die abweichenden Angaben jenes Forschers, die leicht mit den unsrigen in Uebereinstimmung gebracht werden können, hauptsächlich mit dadurch hervorgerufen worden sein, dass wahrscheinlich in Folge der angewandten Praeparationsweise der Zusammenhang der Zahnanlage mit ihrer Umgebung nicht erkannt werden konnte.

Beim Frosche vollziehen sich die ersten Vorgänge bei der Anlage der Ersatzzähne bis auf einige Abweichungen nebensächlicher Art in genau derselben Weise, wie bei den Perennibranchiaten und Salamandrinen. Auch hier dringt hinter der in Function befindlichen Zahnreihe eine Epithelleiste (Taf. II. Fig. 1, 4—6, 11. Taf. III. Fig. 4, 17, E), an deren Aussenseite die Zahnanlagen entstehen, in das Schleimhautgewebe. Dieselbe ist aber im Vergleich zu den oben genannten Amphibienordnungen von sehr geringer Ausdehnung, was mit den anderweitigen anatomischen Verhältnissen in Zusammenhang steht. Während bei jenen die Innenwände der festgewachsenen Zähne, wie schon früher beschrieben wurde, vom bindegewebigen Theil der Schleimhaut bis zur Spitze eingehüllt sind, werden sie beim Frosch nur vom Epithel überzogen und erst an der Basis der Zähne beginnt die Schleimhaut in dünner Lage das Gaumengewölbe zu bekleiden. In Folge dessen trennt sich die entsprechend kleinere Epithelleiste auch erst nahe der Zahnbasis vom Mundhöhlenepithel ab und nicht schon nahe der Zahnspitze oder in der Zahnmitte, wie dies in Folge der mächtigeren Entwicklung der Schleimhaut bei

den Salamandrinen etc. der Fall ist. Ferner besteht die Leiste aus zahlreichen Zellenlagen, indem reichlich polygonale Zellen als Ausfüllungsmasse sich zwischen die an das Bindegewebe angrenzenden prismatischen Zellen einschieben. Die Zahnanlagen entwickeln sich ganz in der oben geschilderten Weise. An der Epithelleiste entsteht in der Tiefe eine zellige Papille, welche in dieselbe hineinwächst, von einer Basalmembran bedeckt ist und dem mittleren Keimblatt angehört. Die Schmelzmembran über der Papille erreicht eine geringere Höhe als bei Salam. mac. und mag dies zum Theil mit der bei den Anuren überhaupt geringen Grösse der histologischen Elementartheile zusammenhängen.

Die Veränderungen, welche nun weiterhin an den jungen Zahnanlagen der Amphibien sich vollziehen, bestehen einmal in der Ausscheidung der festen Zahnsubstanzen und zweitens in einer Lageveränderung des sich entwickelnden Zahnes.

Bei den jüngsten Anlagen, wo die Ausscheidung der Zahnsubstanzen begonnen hatte, fand ich Schmelz und Dentin stets gleichzeitig vor, so dass ich nicht entscheiden kann, ob Schmelz oder Dentin früher gebildet wird. Das Dentin bemerkt man zunächst in Form eines dünnen, nach unten mit einem schneidenden Rande versehenen Scherbchens der Papille aufliegen (Taf. II. Fig. 5, 13. Taf. III. Fig. 4, 5, 6, 17). Seine Innenfläche ist fein gezackt und dringen zwischen den Zäckchen feine Dentinröhrchen in die verkalkte Zahnsubstanz ein. Der schneidende Rand des Scherbchens erreicht nicht die Basis der zelligen Papille. Wie schon Leydig angibt, besitzen die jüngsten Zahnkronen gleich bei ihrem ersten Auftreten die charakteristische »zweispitzige Form«. Am deutlichsten tritt dies bei den Salamandrinen hervor, wo die Spitzchen auch bereits bräunlichgelb gefärbt sind und durch eine zarte Linie von dem übrigen Theil des Zähnchens sich absetzen. Wie man durch Anwendung von Salzsäure in den verschiedensten Concentrationen auf das Sicherste nachweisen kann, bestehen die Spitzchen aus Schmelz. Zugleich stellt sich hierbei heraus, dass die Oberfläche des Schmelzes von einem Schmelzoberhäutchen überzogen ist. Ich betone diesen Befund, weil er für die noch strittige Frage nach der Herkunft des Schmelzoberhäutchens wichtig ist. Während Huxley[1])

1) Huxley Quaterly Journ. of Microscop. Sc. 1854. 1855. 1857. Nach den Referaten von Kölliker, Waldeyer etc., da Huxley's Arbeiten mir nicht zugängig.

und Lent[1]) dasselbe aus der Membrana praeformativa (Basalmembran der Schmelzzellen) hervorgehen lassen, nimmt Kölliker an, dass nach beendeter Schmelzbildung die Schmelzzellen noch eine zusammenhängende Schicht als Bekleidung des Ganzen liefern, Waldeyer[2]) dagegen behauptet, dass die verhornten Zellen des sogenannten äussern Epithels vom Schmelzorgan die Cuticula bilden, eine vierte Ansicht endlich vertritt Kollmann[3]), nach welchem das Schmelzoberhäutchen aus den unter einander verbundenen Membranen der einzelnen Schmelzzellen, den sogenannten Deckeln derselben entstehen soll. Die mitgetheilten Beobachtungen können nur im Sinne von Huxley und Lent gedeutet werden; denn sie haben gezeigt, dass die junge ganz zellige Papille von einer Basalmembran überzogen wird, dass ferner an jungen Zähnchen, welche noch vollständig in der Mundschleimhaut vergraben sind, auf der Oberfläche des Schmelzes ein Oberhäutchen darstellbar ist, welches gleich der Basalmembran, wie Schnitte durch entkalkte Kiefer lehren, von einer aus Cylinderzellen bestehenden Epithelschicht, der Schmelzmembran, überzogen wird. An einer Identität dieser beiden Gebilde kann daher nicht gezweifelt werden und folgt hieraus, dass das Schmelzoberhäutchen oder die Zahncuticula nichts anderes als die Basalmembran der Schmelzzellen ist. Ob diese unverkalkt bleibt oder mit verkalkt, lasse ich dahingestellt. — Noch in einer andern Hinsicht ist dieser Befund lehrreich, denn es geht aus ihm klar hervor, dass der Schmelz nicht durch eine Verkalkung der Schmelzzellen entsteht, vielmehr ein Secretionsproduct derselben ist und zwar ein Secret, welches von den Zellen durch und unter die Basalmembran abgeschieden wird.

Die folgenden Veränderungen an der Zahnanlage bestehen zunächst in einer Weiterentwicklung der bereits angelegten Theile. Durch eine Wucherung der im Papillengrund gelegenen Zellen wird das Dentinkäppchen weiter in die Höhe gehoben (Taf. II. Fig. 6. Taf. III. Fig. 17), es verdickt sich und sein schneidender Rand rückt

---

1) Lent. Entwicklung des Schmelzes und des Zahnbeins. Zeitschrift f. wissensch. Zool. B. VI.

2) Waldeyer. Unters. über die Entwickl. der Zähne. Königsberger med. Jahrbücher B. IV. 1864 und Zeitschrift f. rat. Med. 1865. Ferner Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben.

3) Kollmann. Ueber die Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Sitzungsberichte der Münch. Acad. 1869. S. 162.

weiter nach abwärts. Die das Dentin abscheidenden Zellen haben je näher nach dem Grunde der Zahnanlage zu, um so deutlicher eine Spindelgestalt angenommen und stehen mit ihrer Spitze senkrecht zur Papillenoberfläche oder etwas nach abwärts geneigt. Mit dem Wachsthum der Papille vergrössert sich in gleichem Maasse auch die sie bekleidende Epithelmembran. Während aber ihre Zellen über der Spitze der Zahnkrone cylindrisch gestaltet sind, werden sie je weiter nach abwärts um so mehr kubisch und ist in Uebereinstimmung mit dieser veränderten Form der Zellen die Schmelzbildung auch einzig und allein auf die obere Hälfte der Zahnkrone beschränkt. Den unteren Theil der Epitheleinhüllung kann man daher nicht mehr als Schmelzmembran bezeichnen, sondern man muss ihn mit einem indifferenteren Namen Epithelscheide des Zahnes nennen.

Sowie die Zahnkrone fast vollständig ausgebildet ist, beginnt auch der Zahnsockel sich zu entwickeln (Taf. III. Fig. 17). Durch eine Vermehrung der Zellen am Grunde der Papille und durch Auftreten von bindegewebiger Zwischensubstanz zwischen den früher dicht aneinanderschliessenden Zellen des Dentinkeims, ist die Zahnkrone noch weiter in die Höhe gehoben worden. Durch eine Vergrösserung der Epithelscheide nach abwärts ist der Zahnkegel verlängert und erhält hierdurch das Keimgewebe die Form des zukünftigen Sockels. An der Innenseite der Epithelscheide entsteht eine dünne Lage einer homogenen Grundsubstanz (C), welche unter der Zahnkrone dicker weiter nach abwärts sich membranartig verdünnt. Einwärts von ihr haben sich die oberflächlichen Zellen der Papille zu Spindelzellen umgestaltet und bilden eine epithelartig angeordnete Schicht, welche sich nach oben direct in die Odontoblastenschicht fortsetzt, nach unten bis zur Basis der Anlage herabreicht. Der homogene Streifen ist die Anlage des Cements, wenigstens des oberen, von der Zahnscheide noch eingeschlossenen Theiles desselben. Die angrenzenden spindelförmigen Zellen sind die Elemente, von welchen die Ausscheidung des Cementes wie von einer Osteoblastenschichte erfolgt.

Eine Ergänzung finden die Querschnittsbilder durch eine Untersuchung zahlreicher isolirter junger Zähnchen, welche man nach vorhergegangener Maceration in Wasser von der Innenseite der Kiefer leicht abstreifen kann (Taf. II. Fig. 7). Man trifft hierbei auch auf ältere Zahnanlagen, deren Zahnkrone bereits vollkommen

fertig gebildet ist. An diese schliesst sich ein noch unverkalkter, aus homogener Substanz bestehender Sockel (So) an, ungefähr in der Grösse des vollendeten Zahnsockels. Nach oben besitzt er die gleiche Dicke wie die Dentinwand, nach unten aber wird er immer dünner und läuft mit einem zugeschärften Rande aus. Während der Dentintheil des Zahnes verkalkt ist, enthält die eben geschilderte, in der Entwicklung begriffene Grundsubstanz des Sockels noch keine Kalksalze. Die Ablagerung derselben, welche man bei Durchsicht einer grösseren Anzahl von Isolationspräparaten gleichfalls verfolgen kann, beginnt an irgend einer Stelle der Sockelwand in einiger Entfernung vom Dentinrand und daher nicht im Anschluss an die Dentinverkalkung. In Tafel II Figur 7 ist ein solcher Zahn dargestellt, in dessen innerer Wand eine krümliche Kalkmasse wahrzunehmen ist. Beim Umsichgreifen der Verkalkung bleibt zunächst der obere Theil des Sockels unverändert. So traf ich schon mit dem Kiefer in Verbindung stehende Zähne, deren Krone sich auf dem Sockel noch mit der Nadel bewegen liess. Durch das Ueberbleiben dieser Zone entsteht der Ring unverkalkten Gewebes, welcher an getrockneten Zähnen bereits beschrieben worden ist. Er ist um so breiter je jünger der Zahn ist; an alten Zähnen verschwindet er immer mehr, an einigen völlig. In dieser getrennten Verknöcherung der Krone und des Sockels kann man einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der Ansicht erblicken, nach welcher beide Theile aus verschiedenen Geweben zusammengesetzt sind.

In welcher Weise in das Cement beim Frosch Zellen mit eingeschlossen werden, und wie die Verwachsung der Zähne mit dem Skeletknochen und unter einander geschieht, wurde nicht beobachtet. Es scheint dieses Stadium sehr rasch vorüberzugehen und der Beobachtung daher weniger zugängig zu sein.

Mit der eben beschriebenen Entwicklung der Zahnsubstanzen, des Dentins, des Schmelzes und des Cements gehen Lageveränderungen, welche die sich vergrössernde Zahnanlage erleidet, Hand in Hand (Taf. II. Fig. 4—6, 12, 13. Taf. III. Fig. 4—6, 9, 17). Während die jüngsten Papillen an der Kante der Ersatzleiste liegen, trifft man die weiter entwickelten, je grösser sie werden, einestheils um so weiter nach aussen und oben gerückt, andernseits tiefer und allseitiger in's Schleimhautgewebe eingebettet. Der wachsende Zahn schnürt sich hierbei von der Ersatzleiste ab, wobei ihm ein Theil der Zellen derselben folgt und eine Hülle um ihn bildet. Die Ab-

schnürung wird indessen nie eine vollständige, indem selbst der völlig entwickelte und functionirende Zahn, wie erwähnt, durch eine Epithelbrücke (g), die von seiner Scheide ausgeht, mit der Ersatzleiste in Zusammenhang bleibt (Taf. II. Fig. 14, 18).

Während der Art die älteren Anlagen durch Abschnürung sich weiter nach aussen nach der Ersatzleiste entfernen, entstehen am Grunde derselben neue Papillen, indem beständig lebhafte Wucherungsprocesse daselbst stattfinden. Daher erblickt man auf einem Durchschnitt hinter einem alten Zahn nicht selten zwei oder sogar drei jüngere auf verschiedenen Stufen der Entwicklung.

Wie ich es hier für die Kieferzähne beschrieben habe, findet der nicht minder reiche Ersatz auch an den Zähnen der Gaumenknochen und des Operculare der Amphibien statt (Taf. II. Fig. 1, 2, 5, 6, 12, 13). Die Epithelleiste senkt sich aber hinter denselben weniger steil, sondern mehr schräg in das Schleimhautgewebe, welches wie ein Deckel über den jungen Zähnchen liegt.

Wie aus den mitgetheilten Beobachtungen hervorgeht, gleicht die Entwicklung der Amphibienzähne in allen wesentlichen Punkten der Zahnentwicklung der Selachier und der Säugethiere. In allen drei Wirbelthierclassen wuchert das Epithel in Form einer Lamelle in das Schleimhautgewebe hinein und entstehen in der Tiefe desselben die Anlagen an der Aussenseite der Lamelle. Ebenso sind die histologischen, zur Entstehung der Zahnsubstanzen führenden Vorgänge bei ihnen die nämlichen und bestätigen uns so auf's Neue, dass die Bildung der Dentinzähne bei den Wirbelthieren ein homologer Vorgang ist. Dieser Uebereinstimmung gegenüber erscheinen die Verschiedenheiten in der Zahnentwicklung bei den drei genannten Classen von untergeordneter Bedeutung. Die Verschiedenheiten betreffen einerseits die Anzahl der neu entstehenden Zähne, anderntheils die Lage derselben zur Ersatzleiste.

In der Anzahl der neu entstehenden Zähne schliessen sich die Amphibien an die Selachier an, indem bei beiden der Ersatz ein unbeschränkter ist und zu allen Zeiten neue Anlagen entstehen. Bei den Säugethieren haben hier Rückbildungen Platz gegriffen und entwickeln sich bei denselben überhaupt nur zwei oder sogar nur ein Zahn im Laufe des ganzen Lebens. In der Lage der jungen Zähnchen dagegen gleichen sich die Amphibien und Säugethiere und weichen von den Selachiern ab. Bei den

Selachiern nämlich steht die Basis einer Zahnpapille in einem Niveau mit der äusseren Fläche der Ersatzleiste und ist ihre Spitze in die Epithelmasse derselben hineingewuchert. Die Zahnanlagen bilden daher in der Ersatzleiste in gleicher Weise papillenartige Verlängerungen der Bindegewebsoberfläche, wie die Schuppenanlagen auf der Oberfläche des Corium. Bei den Amphibien- und Säugethierzähnen ist dies ursprüngliche Verhältniss geändert. Hier entfernen sich die Zähnchen mit ihrer Basis, je älter sie werden, um so weiter von der Ersatzleiste, indem sie sich von derselben abschnüren und allseitig in das Schleimhautgewebe hineinrücken; sie nehmen daher zu ihr dieselbe Lage ein, wie später die ausgebildeten Zähne zur Schleimhautoberfläche. In dem Grade dieser Abschnürung entfernen sich indessen die Amphibien und Säugethiere von einander. Während bei jenen sich dauernd eine Epithelbrücke zwischen der Zahnanlage und der Ersatzleiste erhält, bildet sich dieselbe bei den Säugethieren schon früh zurück. Dadurch wird die junge Papille allseitig vom Bindegewebe umschlossen, sie wird, um den üblichen Ausdruck zu gebrauchen, in ein Zahnsäckchen eingehüllt.

Bei einer vergleichenden Betrachtung dieser Lagerungsverschiedenheiten ist die Lage bei den Selachiern als die ursprüngliche anzusehen und leiten von ihr die abweichenden Verhältnisse der Amphibien zu den bei den Säugethieren bestehenden Einrichtungen über.

b) Resorption der Zähne.

Die Art und Weise, in welcher die Resorption alter Zähne geschieht, und namentlich die hierbei stattfindenden histologischen Processe sind bei den Amphibien so gut wie unbekannt. Nur in Owen's Odontography finde ich die kurze Bemerkung, dass, wenn ein junger Zahn Härte und Grösse erlangt, er gegen die Basis des benachbarten befestigten Zahnes drückt, eine vorschreitende Resorption dieses Theiles verursacht und schliesslich seine Vorgänger unterminirt, entfernt und ersetzt. — Einen schnellen Einblick in die Art und Weise des Zahnwechsels erhält man schon durch Betrachtung macerirter und von ihren Weichtheilen befreiter zahntragender Knochenstücke (Kiefer des Frosches, Gaumenknochen und Operculare des Axolotl) bei einer mittleren Vergrösserung (Taf. II Fig. 15 u. 16). Zunächst bemerkt man stets zwischen den in einer Reihe aufgepflanzten und in regelmässigen Abständen neben einanderstehenden Zähnen auch einzelne Lücken, wo offenbar Zähne ausge-

fallen sind. Da nicht nur die Zahnkrone, sondern in gleicher Weise auch der ganze Zahnsockel fehlt, so liegt die abschüssige Innenwand des Kiefers nackt zu Tage. Ihre Oberfläche ist rauh und mit Grübchen und muschelförmigen Eindrücken bedeckt. Bei einer Durchmusterung einer Reihe von Zähnen in situ kann man immer einige finden, deren Wände nicht mehr ganz intact und vollständig, sondern mehr oder minder weit in der verschiedensten Weise zerstört sind. Bald sieht man Zähne, denen die Innenwand in grösserer Ausdehnung fehlt, bald solche, in deren Innen- und Aussenwand ein rundes Loch sich befindet, so dass der obere Theil mit dem unteren durch die Seitenwände gleichsam wie durch zwei Pfeiler verbunden wird, bald trifft man Zähne, von denen nur noch eine Seitenwand stehen geblieben ist. Alle derartig in höherem oder geringerem Grade zerstörten Zähne haben in der nächsten Umgebung der Defecte die glatte Beschaffenheit ihrer Oberfläche verloren und sind, wie es oben von der Kieferwand beschrieben wurde, sei es aussen, sei es innen, durch zahlreiche grössere und kleinere Grübchen rauh und uneben. Ferner erscheinen die Umrandungen der Defecte wie ausgenagt, indem hie und da kleine scharfe Zäckchen vorspringen, zwischen welchen halbmondförmige Einschnitte sich vorfinden. Aehnliche Bilder wie beim Frosche erhält man bei Betrachtung der zahntragenden Knochen von Siredon pisciformis (Taf. III Fig. 8). Hier ist auch die knöcherne Verbindungsmasse zwischen den einzelnen Zähnen am Operculare und an den Gaumenknochen tief ausgenagt, durchlöchert und mit Kanten und Zacken besetzt, durch welche der Knochen die geschilderte poröse Beschaffenheit mit erhält.

Um das Verhalten der Weichtheile zu diesen Defecten kennen zu lernen und so die auf dem obigen Wege erhaltenen Resultate zu vervollständigen, empfiehlt es sich, in chromsaurem Kali macerirte und isolirte Zähne zu untersuchen und als Objecte Siredon pisciformis zu wählen, weil man hier am zahlreichsten defecte Zähne zur Ansicht erhält. An solchen findet man nun nicht selten in den Gruben und Aushöhlungen der Ränder der Defecte und der benachbarten Innen- und Aussenfläche eine körnige Masse in grosser Ausdehnung liegen, welche drei bis zehn und zuweilen noch mehr Kerne einschliesst. Diese vielkernigen Zellen sind von sehr wechselnder Form, bald rund und scheibenförmig, bald oval, bald mit längeren Fortsätzen versehen; entweder sind

sie glattrandig oder etwas ausgezackt (Taf. III Fig. 7, 10, 15, 17. Taf. II Fig. 13, 14 e). Eine einzelne dieser Zellen kann eine grössere Höhlung ausfüllen oder eine grössere Anzahl kleinerer Grübchen bedecken. Meist liegen ihrer mehrere der Zahnwand in der Umgebung von Defecten an.

Aus dem Mitgetheilten geht klar und deutlich hervor, dass man es hier mit Vorgängen zu thun hat, welche den bei der Resorption von Knochengewebe stattfindenden völlig gleich sind. Wie schon zum Theil durch ältere Untersucher, besonders aber neuerdings durch die sehr umfassenden Untersuchungen von Kölliker[1]) festgestellt ist, kommen an allen jenen Punkten, wo Knochengewebe schwindet, auf der Knochenoberfläche grubenförmige Vertiefungen vor, die sogenannten Howship'schen Grübchen, (foveolae Howshipianae) und in diesen liegen vielkernige Protoplasmamassen, die Riesenzellen Virchow's, die Myeloplaxen Robin's; sie sind es besonders, auf welche Kölliker in der citirten Schrift als auf »die eigentlichen Vermittler der Knochen- und Zahnresorption« aufmerksam gemacht, und welchen er den sehr bezeichnenden Namen Ostoklasten beigelegt hat.

Einmal an macerirten Kiefern auf diese Veränderungen aufmerksam geworden, fand ich darauf bezügliche Bilder auch an Schnittpräparaten vor. Taf. III Fig. 17 zeigt uns einen Schnitt durch das Intermaxillare des Frosches von einer Stelle, wo der alte Zahn frisch resorbirt ist; die Innenwand des Kiefers ist ausgenagt, in den Vertiefungen liegt eine Anzahl Ostoklasten (e). Die Contour der Oberfläche entspricht den Stellen, wo man beim festsitzenden Zahne die ähnlich gekrümmte und gezackte Nahtlinie wahrnimmt. Bei Siredon pisciformis (Taf. II Fig. 13), dessen Gaumenknochen ich als ein zum Studium der Knochen und Zahnresorption ganz vorzüglich günstiges Object empfehlen kann, konnte ich sicher sein fast bei jedem Schnitte auch eine grössere Anzahl Ostoklasten zu erhalten, die theils in Ausbuchtungen des Knochens an der Zahnbasis, theils in Defecten des Cements oder Dentins der Zähne lagern.

Wenn in der Weise ein alter Zahn resorbirt worden ist, rückt sein Ersatzzahn allmählich in die freigewordene Stelle der Zahnreihe ein, sein Sockel verknöchert, verschmilzt mit der Innenwand

1) Kölliker, Die normale Resorption des Knochengewebes etc. Leipzig 1873.

des Processus dentalis und verbindet sich gleichzeitig auch durch vermehrte Cementbildung mit den Seitenwänden seiner Nachbarzähne.

Nach dieser Darlegung der thatsächlichen Verhältnisse berühre ich noch kurz die Frage nach den Ursachen, welche dem so merkwürdigen Process der Zahnresorption und Neubildung zu Grunde liegen. Seither hat man gewöhnlich als das die Zahnresorption veranlassende Moment die Entstehung einer Ersatzanlage betrachtet. Der junge Zahn soll, wie Owen sich ausdrückt, gegen die Basis seines auf den Knochen befestigten Vorgängers andrücken, einen vorschreitenden Schwund dieses Theiles verursachen und schliesslich seinen Vorgänger »unterminiren, ent-entfernen und ersetzen.« Zu einem gleichen Resultate gelangte Cuvier bei der Beschreibung der Crocodilzähne, wo die jungen Anlagen in die Pulpahöhlen der alten hineinwachsen, so dass man zuweilen drei verschieden weit ausgebildete Zähne den einen in dem andern eingeschachtelt findet. So plausibel die hier vorgetragene Erklärung von Anfang an erscheint, zumal wenn man nur einzelne frappante Fälle vor Augen hat, so muss man doch die Richtigkeit oder die allgemeine Gültigkeit derselben bei einem näheren Eingehen auf den angeregten Gegenstand in Zweifel ziehen, denn bei den Amphibien, besonders aber bei den Selachiern hängt der Zahnwechsel augenscheinlich von ganz anderen Ursachen ab. Wenn bei den Amphibien der Ersatzzahn die Ursache zur Resorption wäre, so müsste die Zerstörung der alten Zähne constant an der Innenseite und an der Basis erfolgen. Dies ist aber nicht der Fall, vielmehr findet man häufig Zähne, wo der Zerstörungsprocess an der Aussen- oder Seitenwand und sogar nahe an der Zahnkrone begonnen hat. Bei den in mehreren Reihen stehenden Zähnen ist endlich die der Resorption zunächst anheimfallende erste Zahnphalanx durch eine zweite oder dritte etc. von den heranwachsenden Ersatzzähnen getrennt, so dass eine Einwirkung derselben selbstverständlich nicht angenommen werden kann. Nicht minder verlangen bei den Selachiern die Verhältnisse des Zahnwechsels eine andere Erklärung. Hier stehen auf den Kieferbogen die Zähne in grosser Anzahl reihenförmig hintereinander, nur in der Schleimhaut befestigt. Gewöhnlich ist nur eine Reihe im Gebrauch, diese steht dann aufrecht auf dem Kieferrand; die nächstfolgenden allmählich jünger werdenden Zähne befinden sich tiefer an der Innenwand des Kiefer-

knorpels und sind mit ihren Spitzen oft nach rückwärts und unten umgelegt. Die Stellung der Zähne ist der Art, dass die jüngeren einen Druck auf die älteren nicht ausüben können. Wenn die erste Zahnreihe abgenutzt ist, tritt die folgende an ihre Stelle, indem die einzelnen Zähne sich aufrichten. Bei diesem Wechsel gleitet, wie Owen dies nachgewiesen hat, die gesammte zahntragende Schleimhaut allmählich über den Kieferknorpel wie über eine Walze hin, indem wahrscheinlich bei dem Ausfallen und der Resorption der Zähne Schrumpfungen in der am Kieferrand gelegenen Schleimhaut stattfinden. Auf jeden Fall geht aus den angeführten Thatsachen so viel hervor, dass es nicht die nachwachsenden Zähne sind, welche die alten verdrängen und vernichten, vielmehr sprechen dieselben gerade für ein entgegengesetztes Verhältniss und legen uns die Annahme nahe, dass von der raschen Abnutzung der in Gebrauch befindlichen Zähne der so ungemein lebhafte Ersatz abhängt[1]. Indem ich dieses Verhältniss für das primäre halte, soll damit nicht bestritten werden, dass trotzdem bei den höheren Wirbelthieren auch der Ersatzzahn auf die Resorption des alten in der oben geschilderten Weise einwirken könne. Wenn dies aber der Fall ist, so muss der Vorgang als ein erst später erworbener, als ein secundärer betrachtet werden, als ein Vorgang, welcher mit der höheren Ausbildung des Einzelzahns und seiner grösseren Dauerhaftigkeit und mit einer Beschränkung des Zahnwechsels sich ausgebildet hat.

---

1) Vergleiche: Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen etc. l. c. S. 388—390.

Zweite Abtheilung.

Embryonale Entstehung der Zähne und des Mundhöhlenskelets der Amphibien.

Dem vergleichend anatomischen Theil dieser Untersuchung lasse ich einen entwicklungsgeschichtlichen Theil folgen. Beide Theile hängen innig untereinander zusammen und ergänzen und vervollständigen sich gegenseitig. Manche Thatsachen, zu deren Annahme eine vergleichende Betrachtung niederer und höherer Amphibienformen uns im Vorausgegangenen geführt hat, finden in der Entwicklungsgeschichte ihre Bestätigung. Für Manches, das theoretisch vorausgesetzt werden musste, bin ich hier den empirischen Beweis zu liefern im Stande. Auf der anderen Seite werden aber auch durch die Thatsachen, welche wir im anatomischen Theil kennen gelernt haben, viele entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge in das rechte Licht gesetzt und unserem Verständniss näher gebracht.

Diese Wechselbeziehung des anatomischen zum entwicklungsgeschichtlichen Theil hängt überhaupt mit der Stellung zusammen, welche vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte zu einander einnehmen. Da die Erkenntniss dieser Stellung für die richtige Beurtheilung der folgenden Blätter nicht ohne Belang ist, so halte ich es für geboten, näher auf sie einzugehen.

Die Aufgabe der Morphologie ist die Erkenntniss eines organischen Objectes. Eine solche kann aber durch eine einfache Kenntniss desselben, wie sie die Anatomie uns bietet, und wenn sie auch die erschöpfendste ist, nicht erlangt werden. Eine Arbeit, welche sich nur mit dem Bau eines Organismus beschäftigt, ist vom wissenschaftlichen Ziele noch weit entfernt. Eine Erkenntniss eines organischen Objectes besitzen wir erst dann, wenn wir dasselbe auf

einfachere Verhältnisse zurückzuführen und so in letzter Instanz aus der Wirksamkeit chemisch physikalischer Kräfte zu erklären im Stande sind. Diesem Endziel der Erkenntniss nähren wir uns um einen kleinen Schritt, wenn wir einen complicirter beschaffenen Organismus von einem einfacher beschaffenen ableiten können.

Nach diesem Ziele wissenschaftlicher Forschung streben nun in gleicher Weise die vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte, aber jede auf ihrem besonderen Wege.

Die vergleichende Anatomie sucht durch Vergleich höherer mit niederen Formen die Entstehung der ersteren zu erkennen. Sie geht von der Voraussetzung aus, dass die jetzt lebenden Organismen zu ihrer jetzigen Gestaltung allmählich sich entwickelt haben und zwar aus einfacheren Formen, die aus dem Anorganischen entstanden, sich immer weiter complicirt haben. Die jetzt lebenden Organismen sind daher in verschiedenem Grade untereinander blutsverwandt. Sie sind die Endglieder von Entwicklungsreihen, welche untereinander zusammenhängen und nach der Form eines Stammbaumes sich graphisch darstellen lassen. Die vergleichende Anatomie findet nun, dass der Entwicklungsgrad dieser einzelnen Glieder ein sehr verschiedener ist, dass, während einzelne sich hoch differenzirt haben, andere einfacher beschaffen sind. Sie erklärt diese Erscheinung daraus, dass eine grosse Anzahl Individuen auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe, welche höher differenzirte Formen bereits durchlaufen haben, stehen geblieben oder, um mich genauer und richtiger auszudrücken, weniger von derselben abgewichen sind. Wenn wir von dieser Voraussetzung ausgehend die Organismenwelt betrachten, so sind wir durch Vergleichung in den Stand gesetzt, uns ein Bild von der Entwicklung, welche ein Organismus durchlaufen hat, annähernd zu verschaffen. Mit anderen Worten: Wir lernen durch die vergleichende Anatomie die phylogenetische Entwicklung des Organismus, der Organe und in letzter Instanz auch der Gewebe desselben erkennen. Indem sie uns allmählich von den niederen zu den höheren Formen hinleitet, giebt sie uns vielfach sogar die Mittel an die Hand, auch einen Einblick in die Ursachen zu gewinnen, durch welche die höhere Differenzirung eines Organismus herbeigeführt worden ist.

Einen zweiten Weg, um das Werden eines Organismus zu erkennen, verfolgt die Ontogenie, die Entwicklungsgeschichte

des Individuums. Sie geht von der Thatsache aus, dass jedes Individuum zunächst eine einfache Zelle ist, und dass aus dieser allmählich die so verschiedenartigen Organe entstehen. Die Art und Weise dieser Entwicklung führt sie uns vor Augen und zeigt uns so gleichfalls, wie aus einfacheren complicirte Bildungen hervorgehen.

Auf jedem dieser Wege, wenn wir ihn allein betreten, können wir nur eine sehr unvollständige und unsichere Erkenntniss erlangen. Die Resultate der vergleichenden Anatomie sind unvollständige, weil von den jetzt lebenden Organismen die meisten uns nur annähernd frühere Entwicklungstufen erhalten zeigen und weil viele Entwicklungsformen überhaupt in lebenden Organismen sich nicht mehr conservirt haben. Nicht minder lückenhaft sind die Resultate der Ontogenie, weil die Entwicklung, welche das Individuum durchläuft, eine stark abgekürzte und vielseitig abgeänderte ist. Wenn wir indessen beide Arten der Untersuchung combiniren und gleichzeitig handhaben, dann sind wir in der Lage, die Lücken vielfältig auszufüllen und, was das Wichtigste ist, die auf dem einen Wege erhaltenen Resultate auf dem andern Wege zu controlliren. Ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Individuums hängen nämlich untrennbar mit einander zusammen, ein Verhältniss, welches auf die Methode der morphologischen Forschung von dem grössten Einfluss werden dürfte.

Es ist ein hohes Verdienst von Haeckel[1]) den causalen Zusammenhang zwischen der Ontogenie und Phylogenie zuerst klar hervorgehoben und demselben in seinem biogenetischen Grundgesetz eine feste Fassung gegeben zu haben. Das biogenetische Grundgesetz lehrt, dass »die Ontogenie eine kurze Recapitulation der Phylogenie ist, dass die Formenreihe, welche der individuelle Organismus während seiner Entwicklung von der Eizelle an bis zu seinem ausgebildeten Zustande durchläuft, eine kurze gedrängte Wiederholung der langen Formenreihe ist, welche die thierischen Vorfahren desselben Organismus von den ältesten Zeiten der sogenannten organischen Schöpfung an bis auf die Gegenwart durchlaufen haben.« Für diese Erscheinung giebt uns das biogenetische Grundgesetz auch die Erklärung, indem es aussagt, dass »die Phylogenese die mechanische Ursache der On-

1) Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen Bd. II S. 371—422. — Haeckel, Anthropogenie: Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1874.

togenese ist, dass die Stammesentwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung alle die Vorgänge bewirkt, welche in der Keimesentwicklung zu Tage treten[1])«.

Dieses Gesetz ist vorzüglich desshalb von der allerhöchsten Bedeutung für die morphologische Forschung, weil es uns die Möglichkeit bietet, über den bloss descriptiven Weg, welchen die Morphologie seither hauptsächlich verfolgt hat, in der Untersuchung hinauszugehen und über das Werden des Organismus zu reflectiren, ohne in leere Phantastereien zu verfallen, vor welchen es uns sichert. Wenn nämlich das biogenetische Grundgesetz richtig ist, dann muss die vergleichend anatomische und die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zu ähnlichen und in vielen Fällen zu den gleichen Endergebnissen führen. Wir haben so die Mittel an der Hand, die auf einem Wege erhaltenen Resultate durch Betreten des anderen zu bestätigen und zu controlliren. Wie bei einer Rechnung können wir in vielen Fällen die Probe machen, ob zum Beispiel das durch vergleichend anatomische Betrachtung erhaltene Resultat ein richtiges ist. Wir haben nur die Entwicklungsgeschichte zu befragen. Erhalten wir hier dasselbe Resultat, dann haben wir auch die Gewissheit, dass unsere Rechnung stimmt, dass das Resultat unserer Untersuchung ein richtiges ist. Durch die Erkenntniss des causalen Zusammenhanges zwischen Ontogenie und Phylogenie erhält die morphologische Wissenschaft eine sichere Methode, welche ihr bisher gefehlt hat, und werden an der Hand derselben die gesammelten und die neu herbeizuschaffenden Bausteine zu einem einheitlichen Bau sich ordnen. Hieraus folgt, dass jede biologische Untersuchung gleichzeitig eine vergleichend anatomische und eine entwicklungsgeschichtliche sein sollte, wenn sie dem Ziele, welches die biologische Wissenschaft uns steckt, mit den derzeitigen Hülfsmitteln möglichst nahe kommen will. »Entwicklungsgeschichte« — und ich füge hinzu, in gleichem wenn nicht noch in höherem Maasse vergleichende Anatomie — »sind die wahren Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper.«

In dem hier mitgetheilten Sinne ist die vorliegende Untersuchung ausgeführt und auch dargestellt worden. An vielen Orten wird uns in schlagender Weise die Parallele, welche zwischen

1) Haeckel, Anthropogenie: Entwicklungsgeschichte des Menschen. S. 7.

Ontogenie und Phylogenie besteht, entgegentreten und uns in den Stand setzen, die Probe auf die Richtigkeit der oben aufgestellten vergleichend anatomischen Schlüsse zu machen. Eine glückliche Beschaffenheit des Untersuchungsobjectes erlaubt es Schritt für Schritt die ontogenetische Entwicklung der Zähne und des Skelets der Mundhöhle zu verfolgen und dieselbe mit phylogenetischen Entwicklungsstufen zu vergleichen, welche theils in der Classe der Amphibien selbst, theils bei den tieferstehenden Wirbelthieren, den Selachiern, Ganoiden, Teleostiern und Dipneusten uns erhalten sind. Wie vergleichend anatomische Schlüsse erst durch embryologische Thatsachen wirklich sicher gestellt, und wie umgekehrt embryologische Thatsachen durch Berücksichtigung vergleichend anatomischer Verhältnisse wirklich verstanden werden können, dafür hoffe ich, werden auch die folgenden Untersuchungen ein neuer Beweis sein.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, zu deren Darstellung ich jetzt übergehe, wurden an Larven aus den verschiedensten Entwicklungsstadien von Siredon pisciformis, Triton, Salamandra maculata, sowie vom Frosch und von Pelobates angestellt. Die an den Larven der Anuren gewonnenen Resultate können mit den anderen nicht gleichzeitig beschrieben werden. Die Anuren weichen nämlich in der Entwicklung der Zähne und des Mundhöhlenskelets von den Urodelen nicht unbeträchtlich ab. Während bei diesen die Entwicklungsvorgänge ziemlich unverfälschste sind, haben sie sich bei jenen beträchtlich abgekürzt. Dieser Umstand zwingt mich die an den beiden Ordnungen angestellten Untersuchungen getrennt mitzutheilen. Selbstverständlich werden an erster Stelle die Verhältnisse bei den Urodelen und erst an zweiter diejenigen bei den Anuren beschrieben werden. An diese beiden Abschnitte, welche das Untersuchungsmaterial in sich fassen, schliesst sich ein dritter, in welchem die bei den Urodelen und Anuren erhaltenen Resultate der Untersuchung mit einander verglichen nnd die aus der Vergleichung sich ergebenden Resultate besprochen werden sollen.

Erster Abschnitt.

Entwicklung der embryonalen Zähne und des Skelets der Mundhöhle der Urodelen.

Hierzu Tafel IV.

Um die ersten Stadien der Anlage der Zähne und der Knochen der Mundhöhle zu beobachten, muss man Embryonen in den letzten Tagen des Eilebens oder Larven gleich nach dem Ausschlüpfen zur Untersuchung wählen. Dieselben sind zu der Zeit noch von sehr geringer Grösse und messen von Siredon pisciformis etwa 1 Cm. und von Triton cristatus nur 0,8 Cm. Bei ihnen sind noch alle Gewebe, Knorpel- und Bindegewebszellen, besonders aber die oberflächlichste Schicht des Schleimhautepithels mit aufgestapelten Nährstoffen, fettig glänzenden Kügelchen, den sogenannten Dotterplättchen erfüllt und stören diese in vieler Beziehung die Untersuchung, indem sie die Gewebe undurchsichtig machen (Taf. IV Fig. 21—25, 30, 34 y. Taf. V Fig. 9 y).

Die Mundspalte ist äusserlich wenig wahrzunehmen, da die Unterlippe an der Oberlippe dicht anschliesst und ihr beiderseitiges Epithel gleichsam wie aneinander geklebt zusammenhängt. Die Augen sind in allen ihren Theilen angelegt. Das Geruchsorgan steht noch auf dem ersten Stadium seiner Entwicklung und besteht aus zwei kleinen Grübchen, welche dicht vor dem Mundeingang liegen.

Die Untersuchung der Zähne und der Skeletentwicklung bei so kleinen und zarten, weil wenig entwickelten Larven, ist mit technischen Schwierigkeiten verknüpft. Der Besprechung der Befunde schicke ich daher eine Besprechung der Methoden, welche ich bei der Untersuchung angewandt habe, voraus. Derselben lasse ich zunächst eine kurze zusammenhängende Darstellung des Primordialcranium von frisch ausgeschlüpften Larven folgen, weil eine Kenntniss desselben für die richtige Beurtheilung der Lage des knöchernen Skelets nothwendig ist. An dritter Stelle werde ich dann die Entstehung der Zähne und in einem vierten Abschnitt die Entstehung der einzelnen Deckknochen der Mundhöhle beschreiben.

1. Methode der Untersuchung.

Zerzupfungspräparate sind in jeder Beziehung wenig zu empfehlen, da hierbei die Theile aus ihrem Zusammenhang herausgerissen werden; um so wichtiger ist es, feine Schnitte zu gewinnen. Dieselben wurden theilweise in sagittaler, theilweise in frontaler Richtung angefertigt. Zu dem Zwecke wurden carminisirte Larven oder Theile derselben mittelst Gummiglycerins zwischen erhärtete Leberstückchen eingeklebt und in Brennspiritus erhärtet, so dass Leberstückchen und eingeschlossenes Object eine zusammenhängende Masse bildeten. Eine vorausgehende Entkalkung ist bei jungen Larven nicht nöthig, da die Zähnchen und der dünne Knochen der Messerklinge keinen Widerstand entgegensetzen. Ueberhaupt unterbleibt dieselbe zweckmässiger Weise, denn die Deutlichkeit der Bilder leidet durch sie, indem die verkalkten Theile besser als im entkalkten Zustand erkannt werden. — Um die Vertheilung der Zähne und um die embryonalen Knochen in ihrer Lage in der Mundschleimhaut kennen zu lernen, ist es nothwendig, die Theile in situ zu studiren und muss man zu dem Zweck zu Aufhellungsmitteln greifen. Zur Herstellung eines tauglichen Präparates wurde an in Spiritus erhärteten Larven das Schädeldach mit dem Rasirmesser abgetragen und das Hirn vollends mit der Nadel entfernt. Durch Eingehen mit der Scheere in die Mundhöhle wurde der Unterkiefer entweder beiderseits oder nur einseitig abgetrennt und in letzterem Falle zur Seite geschlagen. Natronlauge in schwächerer und stärkerer Concentration hellt das Präparat so auf, dass man die verkalkten Theile und die Knorpelpartieen am Schädeldach und am Unterkiefer mit der grössten Deutlichkeit erkennen und selbst bei starker Vergrösserung untersuchen kann. An derartigen Präparaten wurde besonders die Skeletentwicklung verfolgt.

2. Die Beschaffenheit des Primordialcranium der Urodelen.

Während über die Entwicklung des Primordialcranium bei den Batrachiern genaue Untersuchungen vorliegen, fehlen solche, soweit mir bekannt ist, für die geschwänzten Amphibien aus der genannten Entwicklungsperiode. Dugès[1]) hat dieselbe nicht untersucht und

1) Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges.

Reichert[1]) giebt von ihr nur wenige unvollständige und unbestimmte Angaben.

An frisch ausgeschlüpften Larven finde ich die Decke und zum grössten Theile auch die Seitenwände der Gehirnkapsel noch vollkommen häutig, dagegen hat an der Schädelbasis eine Sonderung der Bildungsmasse in Hart- und Weichgebilde stattgefunden. Die Schädelbasis verläuft nahezu horizontal ohne eine bedeutende Krümmung aufzuweisen vom Hinterhauptsloch bis zur Mundöffnung. Wie bei allen Wirbelthieren liegt in ihrem hinteren Theil zwischen dem Ohrlabyrinth jeder Seite ein medianer Zellenstrang, die Chorda dorsalis (Taf. IV. Fig. 28 Ch. Fig. 37). Rechts und links von ihr bemerkt man einen Knorpelbalken (z). Derselbe grenzt unmittelbar an die Chordascheide an, lässt aber deren obere und untere Fläche unbedeckt. Auf der oberen und unteren Fläche des Knorpels und der Chorda liegen ein bis zwei Lagen embryonaler Bildungszellen, dann folgt schon nach unten das zweischichtige Epithel der Mundschleimhaut, nach oben das Gehirn (Taf. IV Fig. 24 u. 28). An der Innenwand der Chordascheide liegt eine einfache Zellenschicht: das Chordaepithel, und innerhalb desselben die pflanzenzellenähnlichen Chordazellen, in deren jeder man jetzt noch sehr deutlich einen Kern wahrnimmt. Die jederseits der Chorda gelegene Knorpelmasse verschmilzt vor dem Chordaende zu einer kurzen unpaaren Platte. Nach vorn zerfällt dieselbe wieder in zwei getrennte Balken, welche einander parallel und in geringer Entfernung von einander bis in die Nähe der Oberlippe verlaufen (Taf. I Fig. 31. Taf. IV Fig. 35 u. 37 S. B). Es sind dies die sogenannten seitlichen Schädelbalken Rathke's. Dieselben liegen jederseits an der Innenseite des Auges zwischen ihm und der Hirnbasis. Zwischen ihnen verharrt das Primordialcranium noch eine Zeit lang im häutigen Zustand und findet zwischen ihnen die Einstülpung der Hypophysis statt. Später verbreitern sich die seitlichen Schädelbalken in ihrem vorderen Theile, verschmelzen hier mit einander und bilden die knorplige Grundlage der Ethmoidalregion (Taf. IV Fig. 37). In dem an die Schädelbasis sich anschliessenden Visceralskelet hat sich gleichfalls die Sonderung in die knorpligen Bogen und in die einhüllende Schleimhaut vollzogen (Taf. IV Fig. 35 C. M).

---

1) Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

In gleicher Weise, wie ich es hier für die Amphibien beschrieben habe, ist auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe auch das Primordialcranium der Selachier, sowie überhaupt aller übrigen Wirbelthiere von den Fischen aufwärts beschaffen, wie dies aus den embryologischen Untersuchungen von Rathke[1]), Carl Vogt[2]) und Gegenbaur[3]) hervorgeht.

3. Entstehung der primitiven Zähne[4]).

Nach dieser einleitenden Betrachtung wende ich mich zur Schilderung des embryonalen Entstehens der Zähne. Ueber diesen Gegenstand besitzen wir bis jetzt nur eine kurze Mittheilung von Gegenbaur und eine etwas eingehendere Schilderung von S. Sirena.

Ersterer erwähnt in einer Anmerkung seiner Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, dass bei jungen Tritonen und Salamandern jedes Zähnchen eine papillenartige conische Vorragung bildet, die an der Spitze durch Kalkaufnahme solidificirt ist, gegen die Basis zu in eine weiche homogene Lamelle übergeht, welche die einzelnen Zähnchen untereinander verbindet. Im Innern jedes Zähnchens soll sich eine einzige relativ grosse Zelle mit wenig scharf abgegrenztem Protoplasma und einem ansehnlichen grossen Kerne vorfinden. In der Zahnsubstanz sollen zarte Kanälchen auftreten, welche sich nach innen gegen den

---

1) Rathke. Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

2) C. Vogt. Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.

3) Gegenbaur. Das Kopfskelet der Selachier etc. Leipzig 1872. Seite 27—30.

4) Literatur.

Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleich. Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. Seite 12. Anmerk.

S. Sirena. Verhandl. der phys. med. Gesellsch. zu Würzburg. 1871. Seite 134.

Rusconi, Dugès, Reichert etc., welche uns eine Beschreibung des Zahnskelets der jungen Tritonen geben, haben den Bau der Zähnchen und ihre Entwicklung nicht untersucht, daher werden ihre Angaben erst später bei der Frage nach der Entstehung des Kopfskelets Berücksichtigung finden. Die Angaben Heinecke's über die Entwicklung der Tritonzähne haben nur auf die Entwicklung der Ersatzzähne Bezug und habe ich über dieselben schon früher referirt.

von der Zelle eingenommenen Hohlraum öffnen. Gegenbaur betrachtet jedes Zähnchen als Abscheideproduct einer Zelle und vergleicht sie insofern mit den sogenannten Hornzähnchen der Froschlarven, mit denen er aber keinen genetischen Zusammenhang annimmt.

Santi Sirena kommt in seiner Arbeit zu wesentlich dem gleichen Resultate. Seine Untersuchungen stellte er, gleich mir, an Larven von Siredon und Triton an. Den über die Zahnentwicklung von Siredon handelnden Passus theile ich bei seiner Kürze hier wörtlich mit:

»Bei Larven, bei denen die Füsse noch nicht entwickelt waren, fand ich die ersten Spuren der Zahnpapillen am Unterkiefer. Hier beobachtete ich grosse papillenförmige Zellen, die jede für sich in das Epithel hineinragten und zugleich mit ihrer Basis der den Knorpel überziehenden dünnen Bindegewebsschicht aufsassen, die hier Mucosa und Perichondrium zugleich vertritt. Jede dieser Zellen, die man jetzt schon richtiger Zahnpapillen nennen kann, besitzt einen fein granulirten Inhalt, einen runden Kern von 0,012 mm. und ein Kernkörperchen von 0,0025 mm.«

»Auf diesen Zellen oder Papillen, die anfangs ganz im Mundhöhlenepithel vergraben sind und von aussen in keiner Weise sich bemerklich machen, lagert sich nun eine homogene gelblich gefärbte Schicht ab, die denselben knapp anliegt und die erste Spur des Zahnes, d. h. des Dentins darstellt und je länger, je mehr gegen die Basis der Zelle herabrückt.«

»Zugleich bemerkt man schon in den ersten Zeiten des Auftretens des Zahnes feine Ausläufer der Zelle, die in denselben eindringen und mit seiner Vergrösserung immer deutlicher und zahlreicher werden und im Zahne das Bild von Zahnkanälchen gewähren.«

»Mit der Vergrösserung des Zahnes wird auch die Zahnpapille oder der Odontoblast, wie man dieselbe immer noch heissen kann, länger und schmaler und zugleich gehen auch am Meckel'schen Knorpel Veränderungen vor sich. Hier nämlich entwickelt sich von der umgebenden Bindegewebslage aus der Kieferknochen in Form einer anfangs dünnen Kruste und mit dieser tritt dann der junge Zahn, sobald er die Basis seines Osteoblasten erreicht hat, in Verbindung. Die weitere Entwicklung der Siredonzähne habe ich nicht durch alle Stadien verfolgt und kann ich nur so viel sagen, dass der wachsende Zahn das Epithel bald mit seiner Spitze durchbricht.

Sobald derselbe sich mit dem Kieferknochen in Verbindung gesetzt hat, bilden sich dann auch Communicationen der Höhlen im Knochen und der Zahnhöhle und gelangen wahrscheinlich vom Knochenmark aus Zellen in die Zahnhöhle hinein, die vielleicht auch die Rolle von Odontoblasten spielen. Wenigstens sieht man in grösseren Zähnen statt der einen ursprünglichen Zelle mehrere solche.«

Die gleichen Verhältnisse fand Sirena bei Tritonlarven, von denen er Sagittal- und Frontalschnitte der Kiefer und Zerzupfungspraeparate studirte. Aus seinen Untersuchungen zieht er das Resultat, dass die Zähne der genannten Amphibien nicht in Zahnsäckchen, vielmehr auf freien Papillen der Mucosa entstehen, die von einer einzigen Zelle gebildet werden. Die Zelle soll die Bedeutung einer Bindegewebszelle besitzen und durch eine Kalk aufnehmende Absonderung auf ihrer Oberfläche das Zahnbein bilden. Da die Zähne nicht in ein Zahnsäckchen eingeschlossen werden, soll ihnen der Schmelz fehlen.

Die Darstellung meiner Beobachtungen beginne ich mit einer Beschreibung der Verbreitung der Zahnanlagen. Dieselben finden sich an folgenden Oertlichkeiten in der Mundschleimhaut vor. Am Unterkiefer bemerkt man zwei Streifen von Zahnanlagen, einen äusseren und einen inneren (Taf. I. Fig. 32); der äussere (O. d.) liegt in der Mitte und längs des oberen Randes des Meckel'schen Knorpels, der innere (O. o.) liegt in geringer Entfernung einwärts von ihm auf der Innenseite des Knorpels. Da letzterer in der Mittellinie unterbrochen ist, so zerfällt er in zwei seitliche Gruppen von Zahnanlagen, von welchen jede etwa in der Mitte einer Unterkieferhälfte angetroffen wird.

Wie am Unterkiefer findet sich auch am Schädeldach ein äusserer und ein innerer Streifen von Zahnanlagen, der eine längs des Randes der Mundöffnung, der andere einwärts von ihm und bezeichne ich jenen als Oberkieferzahnstreifen, diesen als Gaumenzahnstreifen (Taf. I. Fig. 31). Der Streifen der Gaumenzähne ist in der Mittellinie ebenfalls unvollständig. Jede der so entstehenden seitlichen Zahngruppen (O.p. Ov.) liegt genau unter den Schädelbalken Rathke's. Sowohl der Gaumenstreifen als auch der innere Zahnstreifen des Meckel'schen Knorpels bestehen aus mehreren hintereinander liegenden Reihen von Anlagen. Für Triton- und Axolotllarven gelten die geschilderten Verhältnisse in gleicher Weise.

In Betreff der Verbreitung der Zähne beschreibt Heinecke an älteren Tritonlarven regellos im Epithel und im Bindegewebe liegende isolirte Zahnspitzchen. Er vermuthet, dass hie und da durch irgend welche Anregung Kalksalze unregelmässig in der Intercellularsubstanz des Bindegewebes deponirt werden, dass diese Depositionen unter irgend welchen günstigen Umständen ein isolirtes Spitzchen, ja, wenn das Epithel den Ort der Abscheidung erreicht, einen echten Zahn bilden können, unter ungünstigen Umständen dagegen wieder resorbirt werden. Nie habe ich Derartiges in sehr zahlreichen Praeparaten beobachten können, vielmehr ist die Lage der einzelnen Zähne eine durchaus regelmässige und constante und betrachte ich daher diese Befunde als Artefacte, indem wahrscheinlich junge Ersatzzähnchen aus der Ersatzleiste durch den Schnitt herausgerissen und zerstreut worden sind.

An frisch ausgeschlüpften Larven sind einige wenige Zähnchen bereits vollständig entwickelt, der grösste Theil dagegen ist noch verschieden weit in der Entwicklung begriffen und kann man sich daher auf einer Reihe von Schnitten ein Bild der Entwicklung der primitiven Zähne verschaffen, ohne dass es nöthig ist, noch jüngere Embryonen aus den Eihäuten zu Rathe zu ziehen. Die Kleinheit des Gegenstandes, die noch fast vollkommen zellige Beschaffenheit der embryonalen Gewebe bei geringen Spuren von Zwischensubstanz, Infiltration namentlich der Epithelzellen mit aufgestapelten glänzenden Nährstoffen erschwert in mehrfacher Beziehung die Untersuchung; doch habe ich unter einer grösseren Anzahl angefertigter Praeparate vollkommen überzeugende Bilder erhalten.

Die jüngste Zahnanlage, welche ich beobachtete, ist ein Zellenhäufchen in dem zellenreichen Gewebe der Mundschleimhaut (Taf. IV. Fig. 25 u. 30). Dasselbe liegt dicht unter dem zwei- bis dreischichtigen Epithel der Mundschleimhaut, in welches die nach aussen gelegenen Zellen desselben continuirlich übergehen. In dem Zellenhäufchen macht sich eine Sonderung in einen nach einwärts gelegenen (DK) und in einen peripheren Theil (MS) geltend. Ersterer besteht aus zwei bis vier in einer Reihe hintereinander liegenden Zellen mit grossen Kernen. Namentlich die an der Spitze der Reihe liegende Zelle (B) springt dem Beobachter oft besonders in die Augen, indem ihr Kern vor den übrigen sich meist durch eine etwas beträchtlichere Grösse und durch seine ovale Gestalt auszeichnet. Diese Zelle ist es, welche Gegenbaur sowohl als Sirena

in ihren Schriften besonders hervorheben und von welcher allein sie den ganzen Zahn abgeschieden werden lassen. Sirena bezeichnet diese Zelle als Zahnpapille oder Odontoblasten. Der periphere Theil des Zellenhaufens (MS) besteht aus zwei Zellenlagen, welche von der freien Fläche her mantelartig den mehr central gelegenen Theil umgeben und nur dessen Basis frei lassen. Die innere Lage bildet einen regelmässigen Zellenkranz oder eine Epithelmembran um die centrale Axe und setzt sich mit einer glatten Linie von ihr ab. Die einzelnen Zellen dieser Membran sind cubisch gestaltet. Nach der freien Schleimhautfläche zu geht der periphere Mantel des Zellenhaufens continuirlich in das Schleimhautepithel über. Während aber die Zellen desselben dicht mit Fettkörnchen etc. gefüllt sind, sind die Zellen des ersteren frei von angesammelten Nährstoffen, indem dieselben wahrscheinlich durch die hier stattgefundene Wucherung aufgebraucht worden sind.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die 3—4 hintereinander im Centrum des Zellenhaufens liegenden Zellen dem Bindegewebe, der periphere Theil dem Schleimhautepithel angehört. An der Zahnanlage betheiligt sich also das mittlere und das obere Keimblatt, ersteres liefert den Dentinkeim, wie wir die im Centrum liegenden Zellen nennen werden, letzteres bildet eine Schmelzmembran, als welche sich der den Dentinkeim einhüllende Zellenkranz weiterhin ausweisen wird. An der Basis des Dentinkeims setzt sich die Zellenwucherung auf die nächste Umgebung fort, bis zum Meckel'schen Knorpel bei den Zahnstreifen des Unterkiefers, bis zu den seitlichen Schädelbalken bei den Gaumenstreifen (Taf. IV. Fig. 30 u. 34).

Auf dem nächst älteren Entwicklungsstadium, wie solches in Taf. IV. Fig. 34 dargestellt ist, sieht man in der Mitte des Zellenhaufens ein Zahnspitzchen liegen und zwar über der obersten Zelle des Dentinkeims (β). Mit zahlreichen feinen Ausläufern dringt die Zelle in das dünne Dentinkäppchen ein, wie dieses Gegenbaur und Sirena beschrieben haben. Die Spitze des Zahnscherbchens (S) zeigt bereits dieselbe gelbbräunliche Färbung, wie die Spitze der Zähne erwachsener Thiere und lehrt uns auch hier die Prüfung mit Salzsäure, dass die gelbe Schichte sich löst und daher Schmelz ist. Weiterhin verdickt sich um Weniges das Dentinkäppchen durch neu ausgeschiedene Schichten und vergrössert sich zugleich nach abwärts, indem von den übrigen Zellen des Zahnkeims eine homogene Sub-

stanz in membranartig dünner Lage ausgeschieden wird (Taf. IV. Fig. 21 u. 22). In dieselbe dringen keine Zellausläufer hinein. Während dieser Vorgänge hat gleichzeitig auch eine Vergrösserung der ganzen Anlage stattgefunden, indem das Schleimhautepithel noch weiter in die Tiefe gewuchert ist. Innerhalb des vergrösserten Zahnkegels findet man daher, der Vergrösserung entsprechend, sechs und mehr Zellen entweder in einer Reihe hintereinander oder in der breiten Basis auch zu zweien nebeneinander liegen. Die Papille der Primitivzähne hat jetzt ihre definitive Grösse erreicht.

Wenn die Ausscheidung der Zahnsubstanz in membranartiger, dünner Lage bis zur unteren Grenze der Papille vorgerückt ist, so geschieht hier zwischen den dicht gedrängt liegenden Bindegewebszellen eine in horizontaler Richtung erfolgende Anbildung von Zwischensubstanz. Es entsteht so eine Platte, welche in horizontaler Richtung im Bindegewebe liegt und den Zahnkegel trägt (Taf. IV. Fig. 9 u. 23). Sie ist von einem grösseren oder von mehreren Löchern durchbohrt, durch welche die Pulpa mit dem Schleimhautgewebe zusammenhängt. Die Platte ist anfänglich, wie der untere Theil des Zahnkegels, unverkalkt. Erst allmählich rückt die Verkalkung von der Spitze des Zahnes bis zu seiner Basis herab.

Während dieser Vorgänge hat der Zahn auch eine geringe Lageveränderung erlitten. Mit seiner Grössenzunahme ist seine Spitze weiter nach oben gerückt und hat hierbei das Schleimhautepithel zu einem kleinen Hügel emporgewölbt. Endlich durchbohrt er, noch höher gehoben, dasselbe mit seiner Spitze, so dass diese nun frei in die Mundhöhle aus der Epithelumhüllung ein wenig hervorsieht und beim Nahrungserwerb zum Ergreifen und Festhalten kleiner Crustaceen functioniren kann (Taf. IV. Fig. 23 u. 26). Einmal beobachtete ich beim Abstreifen der Epithelhülle von den Zähnen kleiner in dünner Osmiumsäure gelegener Larven, wie die in der Spitze der Epithelhülse gelegene Zelle von einem kurzen Kanale in ihrer Mitte durchbohrt war, dessen Mündung an der unteren Fläche der Zelle weiter, an der äusseren kleiner war. Die Zahnspitze war augenscheinlich durch diese Zelle mitten hindurch gedrungen, und könnte man vielleicht hieraus schliessen, dass auch von dieser Zelle vorzugsweise oder ausschliesslich das Schmelzspitzchen gebildet sei.

Der primitive Zahn besitzt jetzt folgenden Bau (Taf. IV. Fig. 9 u. 23): Ein dünnwandiger Kegel endet in eine einfache Spitze. Der obere Theil des Kegels enthält kleine Zahnbein-

röhrchen, der untere ist ganz homogen. Derselbe verdickt sich an seiner Basis und breitet sich horizontal als eine Platte aus, die mehrfach durchlöchert ist. Die Spitze des Zahnes wird von einer Zelle ausgefüllt. Die übrigen Zellen der Pulpa sind weiter auseinander gerückt und liegen zum Theil der Innenwand des Kegels angeschmiegt. Schon in diesen kleinen embryonalen Zähnen finden sich deutlich die drei für den Zahn charakteristischen Gewebe entwickelt, ein Schmelzspitzchen (S), der von Zahnbeinkanälchen durchzogene Dentintheil (D) und endlich das Cement (C). Zum letzteren gehört der untere Theil des Zahnkegels, welcher keine Dentinröhrchen enthält, und die horizontale Platte, auf welcher er sitzt. Gleich den Zähnen erwachsener Thiere sind auch die Primitivzähne von einer Epithelscheide (H) eingehüllt.

Wie ich hiermit über den Bau der primitiven Zähne zu anderen Resultaten als die mir vorangehenden Untersucher gelangt bin (Gegenbaur sowohl als Sirena lassen sie nur aus Dentin bestehen), so habe ich für sie auch einen anderen Entwicklungsmodus gefunden. Während Sirena die Zähne aus freien, an der Oberfläche der Schleimhaut stehenden Papillen sich entwickeln lässt, habe ich gezeigt, dass die Zahnanlage in die Tiefe der Schleimhaut eingebettet ist und so in gewisser Beziehung eine Analogie mit der Entstehung des Haares aufweist, dessen Papille ja gleichfalls in das Bindegewebe tiefer eingesenkt wird.

An frisch ausgeschlüpften Larven findet auch bereits die Entwicklung jenes Organes statt, an welches hinfort die Entstehung neuer Zähne gebunden ist, ich meine die Entwicklung einer Ersatzleiste. Man bemerkt nämlich auf Querschnitten durch die Zahnstreifen des Unterkiefers oder der Decke der Mundhöhle eine kleine Epithelwucherung, welche einwärts von den primitiven Zahnanlagen liegt und an jener Stelle entspringt, wo diese mit dem Mundhöhlenepithel zusammenhängen (Taf. IV. Fig. 30, 34, E). Auf dem Durchschnitt gewährt sie den Anblick eines Zapfens, welcher in schräger Richtung in das Bindegewebe eingedrungen ist. Da man aber auf einer Reihe von Schnitten stets dasselbe Bild erhält, so folgt daraus, dass in Wirklichkeit die Epithelwucherung die Form einer Leiste besitzt. Ueber ihr bildet dann das Schleimhautgewebe (Bindegewebe und Epithel) eine deckelartige Falte. Hie und da sieht man eine kleine, aus zwei bis drei Zellen bestehende Papille

vom Bindegewebe aus in die Epithelleiste eindringen und dergestalt die jüngste Zahnanlage bilden (Taf. IV. Fig. 21).

Je älter die zur Untersuchung dienenden Embryonen sind, um so deutlicher und um so grösser wird die Ersatzleiste und kann man jetzt an ihrer Aussenseite zwei bis drei Zahnanlagen hintereinander auf verschiedenen Stufen der Entwicklung antreffen (Taf. V. Fig. 1, 2). Die Neubildung von Zähnen ist schon bei den jüngsten Larven eine ungemein lebhafte, wie wir im folgenden Theile noch weiter sehen werden. Wie bei ausgebildeten Thieren verändren die sich entwickelnden Zähnchen ihren Platz in der früher geschilderten Weise, indem sie sich von der Leiste abschnüren und allseitiger in das Bindegewebe einsenken. Ein parallel der Leiste angefertigter Längsschnitt gewährt daher ein Bild, wie es in Tafel IV Figur 27 dargestellt ist. Unter dem dreischichtigen Epithel der Mundschleimhaut liegt ein dünner Bindegewebsstreifen. Unter diesem Deckel folgt die Ersatzleiste und senken sich von ihr eine Anzahl Epithelzapfen noch weiter in das Bindegewebe. Im Innern derselben sieht man die jüngsten Zahnspitzchen über einer zellenreichen Papille liegen.

Wenn wir auf die vorgeführten Thatsachen jetzt einen Rückblick werfen und die embryonalen Zähne mit denjenigen der ausgewachsenen Thiere und der Selachier vergleichen, so treten uns verschiedene Punkte entgegen, welche auf die Parallele zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung der Organe Licht verbreiten. Während bei dem ausgewachsenen Axolotl und bei den Salamandrinen die Zahnreihen in der Mundhöhle abweichend gelagert sind, lassen sich hierin ihre Larven von einander nicht unterscheiden. Es sind bei beiden die jungen Zähnchen vollkommen nach jenem Schema angeordnet, welches ich auf Grund vergleichend anatomischer Betrachtungen für die ursprüngliche Lagerungsweise aufgestellt habe. Sowohl am Unter- als am Oberkiefer finden sich bei den Larven zwei Zahnstreifen vor, welche einander parallel dicht hintereinander stehen und einen doppelten Bogen bilden.

Zu demselben Resultate führt uns eine Vergleichung der Form der Zähne. Die embryonalen Zähnchen von Siredon sind durch nichts von den Zähnchen der Tritonlarven unterschieden. Während bei den ausgewachsenen Salamandrinen die Zähne in zwei Zinken auslaufen, nach einwärts gekrümmt sind und in Krone und Sockel zerlegt werden können, sind die embryonalen Zähnchen einspitzig, der

Kegel ist gerad gestreckt und lässt eine Scheidung in einen oberen und in einen unteren Theil äusserlich nicht erkennen. Sie gleichen hierin den Zähnen der Gaumenknochen und des Operculare von Axolotl. Eine Zusammenstellung der entwicklungsgeschichtlichen mit den vergleichend anatomischen Thatsachen lehrt uns mithin, dass die Stellung und Form der Zähne bei Axolotl die phylogenetisch ältere ist, welche ontogenetisch sich auch bei den höher entwickelten Salamandrinen vorübergehend nachweisen lässt.

Wenn wir ferner die Embryonalzähnchen der Urodelen mit den Schleimhautzähnchen der Selachier vergleichen, so bietet die Basalplatte dieser Anknüpfungspunkte an die dünne Platte, welcher der Zahnkegel der Urodelen aufsitzt (Taf. I. Fig. 15 mit Taf. IV. Fig. 9 u. 23). Beide liegen horizontal in der Mundschleimhaut und sind an ihrer unteren und oberen Fläche von Bindegewebszellen umgeben, denen sie ihre Entstehung verdanken, beide enthalten keine Zellen als Knochenkörperchen eingeschlossen, beide vermitteln die Befestigung der Zahnkrone im Integument.

Ein weiterer wichtiger Punkt, auf welchen ich besonders die Aufmerksamkeit hinlenken möchte, ist die Zeit des embryonalen Auftretens der Zähne. Bei den Urodelen treten nämlich an jenen Stellen, wo später der Vomer, das Palatinum und das Operculare liegen, die Zähnchen früher als die ihnen zur Unterlage und zur Stütze dienenden Skeletknochen auf. Sie sind daher vorübergehend, gleich den Zähnen der Selachier, nur in der Mundschleimhaut befestigt. Mit ihrer Basis stehen sie dicht über dem Meckel'schen Knorpel oder den seitlichen Schädelbalken. Diese Zeitfolge in der Entstehung der Zähne und der Skeletknochen verdient unsere höchste Beachtung. Vergleichend anatomische Betrachtungen zeigen nämlich, dass die Zähne die phylogenetisch älteren, die Schädelknochen dagegen die jüngeren Bildungen sind, da die Selachier noch ein durchaus knorpliges Cranium, aber doch schon Schleimhautzähne in sehr reicher Entfaltung besitzen. Mit dieser Thatsache stimmen nun wieder die hier bei den Urodelen beobachteten entwicklungsgeschichtlichen Befunde vollkommen überein und offenbart sich in dieser Uebereinstimmung wieder die schon mehrfach hervorgehobene Parallele, welche zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung und Aufeinanderfolge der Organe besteht.

Noch in einer anderen Beziehung ist diese Thatsache von

Wichtigkeit, insofern sie uns den Schluss gestattet, dass wir in der Zahnbildung der geschwänzten Amphibien ursprüngliche, ziemlich unverfälschte Verhältnisse vor uns haben.

4. Entstehung des Embryonalskelets und Umwandlung desselben in das bleibende Skelet.[1]

Das Skelet der Mundhöhle der Urodelenlarven hat schon früh die besondere Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt, weil die dünnen Knochenlamellen des Dentale und Operculare, des Intermaxillare, Vomer und Palatinum eine sehr reiche Zahnbewaffnung aufweisen und dieses bei so kleinen, kaum 1 Cent. grossen Geschöpfen als etwas höchst Auffälliges erscheinen muss. Um so bemerkenswerther ist es, dass Niemand der Untersucher die Beziehung der Zähne zur Skeletbildung erkannt hat und durch sie zu weiteren Untersuchungen angeregt worden ist. Ich kann dies mir nur dadurch erklären, dass früher das Augenmerk der Forscher mehr auf das Thatsächliche, als auf die Verknüpfung der Thatsachen gerichtet gewesen ist.

Eine Zusammenstellung der Beschreibungen und der Ansichten, zu welchen die früheren Untersucher über das Mundhöhlenskelet der Tritonen gelangt sind, werde ich erst am Schlusse dieses Kapitels geben und beginne ich daher gleich mit der Darstellung der eigenen Beobachtungen. Dieselben lassen sich zweckmässiger Weise in drei Theile sondern, von welchen der erste die Entstehung des Embryonalskelets, der zweite die Umwandlung

1) Literatur.

Rusconi. Amours des Salamandres aquatiques et développement du têtard de ces Salamandres depuis l'oeuf jusqu'à l'animal parfait. Milan 1821.

Cuvier. Recherches sur les ossemens fossiles T. V. IIe Partie. Seite 410.

Dugès. Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Paris 1835.

Reichert. Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien nebst den Bildungsgesetzen des Wirbelthierkopfes etc. Königsberg 1838.

Rusconi. Histoire naturelle, développement et métamorphose de la Salamandre terrestre. Pavie 1854.

Gegenbaur. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.

desselben in das bleibende Skelet, der dritte die allgemeinen Resultate umfasst.

a) Entstehung des Embryonalskelets.

Das beste Verfahren, um sich über das embryonale Skelet der Mundhöhle Aufschluss zu verschaffen, besteht, wie erwähnt, darin, den Unterkiefer oder die Decke der Mundhöhle von in Alkohol erhärteten, am besten aber frischen Larven, in Natronlauge aufzuhellen. Bei Anwendung dieser Methode finde ich an frisch ausgeschlüpften Triton- und Axolotllarven folgende Verhältnisse vor.

An der äusseren Seite und am oberen Rande des Unterkiefers liegt dicht auf dem Meckel'schen Knorpel jederseits ein Streifen verkalkten Gewebes (Taf. I. Fig. 32. Od. Taf. IV. Fig. 20). In der Mittellinie stossen die beiden Streifen nahe aneinander, sind aber nicht verschmolzen, sondern durch eine kleine Spalte getrennt. Der Streifen ist ungemein dünn, zart und biegsam und überall von zahlreichen grösseren und kleineren Löchern durchbohrt. Er ist daher weniger eine Lamelle als ein zartes Netzwerk von sklerosirtem, verkalktem Gewebe; dasselbe nimmt die vorderen zwei Drittel des Unterkiefers ein. An seinem medialen Ende sitzt ein fertig ausgebildeter Zahn mit seiner Basis fest. Seitlich von ihm bemerkt man in dem aufgehellten Gewebe noch zwei bis drei weitere verkalkte Zahnspitzchen (x), deren Basis aber noch nicht ausgebildet ist und die in Folge dessen mit dem Knochenstreifen auch noch nicht in Verbindung getreten sind.

Bei Betrachtung des Unterkiefers von seiner unteren Seite erblickt man einen zweiten, gitterförmig durchbrochenen Knochenstreifen, der am proximalen Ende des Knorpels an seiner unteren und inneren Seite liegt und nicht ganz bis zu seiner Mitte vorwärts reicht. Derselbe trägt keine Zähne (Taf. I. Fig. 32 Oa.).

Drittens endlich finden sich an der Innenseite und in der Mitte jedes Unterkieferbogens in der Mundschleimhaut drei fertig ausgebildete Zähnchen vor, welche mit ihrer Basis einem Knochenblättchen aufsitzen und durch dasselbe untereinander zusammenhängen (Taf. I. Fig. 32 Oo. Taf. IV. Fig. 18). Seitwärts und nach innen von dieser Zahngruppe liegen noch einige weitere Zahnspitzchen frei im Schleimhautgewebe, die aber nur mit ihrem oberen Theile ausgebildet sind (Taf. IV. Fig. 18, x).

Wie schon die Lagerung dieser drei am Unterkiefer beschrie-

benen Bildungen zeigt, mit Sicherheit aber ihre Weiterentwicklung lehrt, haben wir in dem schmalen Knochenstreifen an der Aussenseite des Meckel'schen Knorpels, welcher einen Zahn trägt, das Dentale in seiner Anlage vor uns; die an zweiter Stelle beschriebene Lamelle ist das eben angelegte Angulare; die drei mit ihrer Basis verschmolzenen Zähne stellen das Operculare vor.

An der Decke der Mundhöhle (Taf. I. Fig. 31) bemerkt man auf demselben Stadium am Eingang der Mundhöhle der Lage nach dem Intermaxillare entsprechend, jederseits zwei Zähnchen. Die Basis der Zähnchen ist noch nicht ausgebildet, und sind sie daher nur locker in der Mundschleimhaut befestigt. Unter den seitlichen Schädelbalken Rathke's, also entsprechend der oben beschriebenen Lage der Gaumenzahnstreifen, liegen zwei sehr kleine Knochenblättchen (Taf. I. Fig. 31, Ov. Op.). Von diesen ist das vordere (Taf. IV. Fig. 19, Ov.) das kleinste und trägt nur einen einzigen, seiner Mitte aufsitzenden Zahn, das an seine hintere Begrenzung sich anschliessende Blättchen ist ein wenig grösser und trägt in seinem vorderen Theil (Op.) nebeneinander zwei Zähnchen, während es im Uebrigen nackt ist (O. pt.). In ihrer Beschaffenheit gleichen die zwei Knochenblättchen vollkommen dem oben beschriebenen Operculare des Unterkiefers. Median von ihnen sind wieder einige lose der Schleimhaut eingebettete und noch nicht vollständig entwickelte Zahnspitzchen anzutreffen. Wie die weitere Entwicklung bestätigen wird, ist das vordere Knochenblättchen der Vomer, das ihm sich anschliessende stellt in seinem vorderen Theile die Anlage des Palatinum, mit seiner hinteren zahnfreien Hälfte das Pterygoid vor. An der Stelle der noch unentwickelten Zähnchen des Oberkieferzahnstreifens entstehen später die Intermaxillaria, von den Maxillaria selbst sind weder die Zähne zu der Zeit angelegt noch ist ein Bildungsstreifen des Knochens wahrzunehmen. Auch vom Parasphenoid zeigt sich noch keine Spur. Beide Knochen treten erst viel später auf.

An Embryonen, die kurz vor ihrem Auskriechen aus den Eihüllen herauspräparirt wurden, beobachtete ich noch etwas jüngere Entwicklungsstadien dieser Theile. Mit dem Streifen des Dentale war noch kein Zahn verwachsen. Das Operculare bestand nur aus zwei mit ihrer plattenartig verbreiterten Basis verschmolzenen Zähnchen (Taf. IV. Fig. 5). Anstatt des als Vomer gedeuteten Knochenblättchens mit seinem Zahne sah ich auf der einen Seite nur einen

Zahn, dessen Basis etwas plattenförmig verbreitert war (Taf. IV. Fig. 7), auf der anderen Seite einen Zahn, dessen Spitze zwar verkalkt, dessen Basis dagegen erst in unverkalktem Zustand vorgebildet war (Taf. IV. Fig. 8). An der Stelle des Palatinum lagen zwei mit ihrer Basis verschmolzene Zähnchen (Taf. IV. Fig. 6).

Den hier geschilderten Befund zeigen Triton-, Salamander- und Axolotllarven in völlig gleicher Weise und ist hier besonders hervorzuheben, dass auch die Larven der Salamandrinen, wie junge und alte Axolotl, ein Operculare am Unterkiefer besitzen. Dasselbe hatten wir ja beim ausgewachsenen Thiere in der vergleichend anatomischen Untersuchung vermisst.

Wenn man die jetzt angelegten Knochen nach ihrer Beschaffenheit untereinander vergleicht, so kann man dieselben in drei Gruppen eintheilen. Zu der einen Gruppe gehört der Vomer, das Palatinum und das Operculare; dieselben bestehen ein jedes aus einigen wenigen untereinander verbundenen Zähnchen. Zu der zweiten Gruppe rechne ich das Dentale und das später auftretende Intermaxillare und Maxillare. Dieselben sind aus einem sehr zarten Netzwerk von feinen Knochenbälkchen zusammengesetzt und tragen auf ihrem die Mundhöhle begrenzenden Rande die Zähnchen. Die Knochen der dritten Gruppe gleichen den vorhergehenden, davon abgesehen, dass sie gar keine Zähne tragen. Hierher zählt das Angulare, das mit dem Palatinum jetzt noch zusammenhängende Pterygoid und endlich das spät erst zur Entwicklung gelangende Parasphenoid. Indem ich jetzt Schritt für Schritt die Vergrösserung dieses embryonalen Skelets der Mundhöhle verfolge, werde ich an der hier gegebenen Eintheilung festhalten und zunächst das Wachsthum des Vomer, Palatinum und Operculare genauer schildern.

(Entwicklung des Vomer, Palatinum und Operculare.) Bei Untersuchung einer grösseren Anzahl von Larven, welche im Alter nur wenig verschieden sind, bemerkt man, wie an die aus zwei bis drei Zähnchen bestehenden Knochenblättchen successive ein Zahn nach dem andern sich anfügt und wie hierdurch, entsprechend der Zahl der Zähne, auch die Grösse derselben continuirlich wächst. In Tafel IV, Figur 5, 18, 3, 4 sind vom Operculare von Axolotllarven eine Reihe solcher verschiedener Stadien dargestellt. In Figur 5 besteht dasselbe aus zwei Zähnchen, in Fig. 18 aus drei, in Fig. 3 aus zehn und in Fig. 4 aus vierzehn Zähnchen.

Das derart erfolgende Wachsthum der einzelnen Knochen findet an ganz bestimmten Stellen statt. Wenn man nämlich, um die Schleimhautossificationen zu erblicken, den Unterkiefer oder die Decke der Mundhöhle mit Natronlauge aufhellt, so sieht man an der inneren Seite des Operculare, Vomer und Palatinum die Spitzen noch unentwickelter Zähnchen in dem umgebenden Schleimhautgewebe liegen (Taf. IV. Fig. 13, 15, 18). Indem dieselben sich entwickeln, vergrössert sich der Knochen an seiner inneren Seite, während die äussere Seite unverändert bleibt. Die Art und Weise, wie dies geschieht, kann man recht gut an den aufgehellten Praeparaten verfolgen. Während die vom Knochenrand am weitesten abstehenden Zahnanlagen nur ein Kalkspitzchen darstellen, ist bei den ihm am nächsten liegenden auch die Basis des Zahnes in unverkalktem Zustande schon vorgebildet. Dieser noch häutige Theil des Zahnkegels hängt nun oft mit dem Knochenrand durch einzelne Streifen unverkalkten aber sklerosirten Gewebes zusammen. Verkalkt dieses, so hat sich der Knochen wieder durch Hinzufügung eines Zahnplättchens vergrössert. Mit dieser Beobachtung stimmt im Ganzen die Mittheilung Gegenbaur's überein, dass jedes Zähnchen als eine papillenartige conische Vorragung gebildet sei, die an der Spitze durch Kalkaufnahme solidificirt ist, gegen die Basis zu in eine weiche homogene Lamelle übergeht. Die letztere soll etwas dünner als die verknöcherte Spitze der Zähnchen sein und die einzelnen Zähnchen unter einander verbinden. Ich weiche nur insofern von dieser Darstellung ab, als ich nie eine grössere Anzahl Zähne durch eine membranöse Platte verbunden finde, denn die Verkalkung derselben tritt sofort ein, wenn einige Zähnchen unter einander in Zusammenhang getreten sind. Die jüngst hinzugefügten Zähnchen erkennt man leicht daran, dass sie Vorsprünge an dem Innen- und Seitenrande der Knochen bedingen. So sieht man in den Figuren 3, 4, 13 und 18 am Knochenrand einzelne quadratische Plättchen (u), deren jedem eine Zahnspitze aufsitzt, frei hervorragen. Zuweilen hängt ein solches Plättchen nur durch eine dünne Brücke verkalkten Gewebes mit dem übrigen Knochen zusammen (Taf. IV. Fig. 3, 4, u). Auch kommt es in einzelnen Fällen vor, dass ein ganz fertig gebildetes Zähnchen isolirt im Schleimhautgewebe dem Knochen dicht anliegt (Taf. IV. Fig. 3, v). Bei einer Vergrösserung seiner Basalplatte wird es mit demselben verschmelzen.

Ein solcher, aus einer grösseren Anzahl von Zähnen zusammen-

gesetzter Knochen ist sehr zerbrechlich, indem er zwischen der Basis der Zahnkegel von zahlreichen Löchern (t) durchsetzt wird. Wenn man ihn von seiner unteren Seite betrachtet, so erblickt man an der Stelle, wo ein Zahn sitzt, meist eine grössere oder mehrere kleinere Oeffnungen, durch welche die Pulpa mit dem umgebenden Gewebe zusammenhängt.

Einen weiteren Einblick in die Beschaffenheit dieser so interessanten Zahnplatte und ihres Wachsthums erhält man durch Betrachtung dünner Durchschnitte (Taf. V. Fig. 1, Oo). Man erblickt dann an dem inneren Rande der Knochen eine Zahnersatzleiste und an ihr verschieden weit entwickelte Zahnspitzchen und man erkennt, wenn man die durch Aufhellung in Natronlauge erhaltenen Bilder hiermit zusammenhält, dass die Ersatzleiste es ist, welche das Wachsthum des Operculare, Vomer und Palatinum vermittelt, indem von ihr aus junge Zähnchen den alten sich anfügen. Auf dem Durchschnitt gewährt das Knochenblättchen selbst folgendes charakteristisches Bild (Taf. IV. Fig. 26). Die Zahnkegel auf seiner Oberfläche sind vollständig ausgebildet, sie haben das Epithel der Mundschleimhaut hügelartig emporgehoben und mit ihrer Spitze durchbohrt. An ihrer Basis sind sie unter einander verschmolzen und gehen hier in etwas dickere verkalkte Gewebstheile (C) über, die in horizontaler Richtung auf dem Knorpel dicht aufliegen. Zwischen ihnen befinden sich Oeffnungen, durch welche die Zahnpulpa mit dem unterliegenden Gewebe in Verbindung tritt. Die Knochenblättchen lagern in einem zellenreichen Gewebe und sind ihrer oberen und ihrer unteren Fläche Zellen dicht angeschmiegt.

Aus den angeführten Befunden lässt sich die Art und Weise, wie das Operculare, der Vomer und das Palatinum entsteht und sich vergrössert, mit Sicherheit erkennen. Schon früher habe ich auseinander gesetzt, wie an jedem embryonalen Zahne drei Gewebe, nämlich Schmelz, Dentin und Cement sich unterscheiden lassen und wie das Cement die Basis des Kegels und ausserdem noch eine kleine, horizontal gelegene Platte bildet, durch welche die Zahnkrone in der Schleimhaut befestigt ist. Berücksichtigt man diesen Bau des Zahnes und vergleicht mit ihm einen der genannten Knochen, dann wird man sich überzeugen, dass die durchbrochene Lamelle, welcher die Zähne aufsitzen, einzig und allein aus verschmolzenen Basalplättchen von Zähnchen besteht, oder mit anderen

Worten, der Vomer, das Palatinum und das Operculare sind weiter nichts als eine Gruppe von Zähnen, die an ihrer Basis verkittet sind. Die Kittsubstanz, oder das Knochengewebe, welches freilich noch keine Zellen eingeschlossen enthält, ist Zahncement. Mit diesem Resultate stimmt auch das Wachsthum der Knochen, wie es oben geschildert wurde, vollkommen überein. Die Zahnplatten wachsen durch Hinzutritt neuer Zähnchen. Diese entwickeln sich an einer Ersatzleiste, welche am Innenrand jeder Platte liegt und verschmelzen durch ihren Cementtheil mit ihren Vorgängern. Je älter die Larven werden, um so grössere Zahnplatten finden wir (Taf. I Fig. 1, 2) und können dieselben 30—50 Zähnchen auf ihrer Oberfläche tragen. Dieselben stehen alternirend in schrägen Reihen und nehmen mithin jene Stellung ein, welche man die quincunxförmige genannt hat.

Wegen dieser so charakteristischen Entstehung bezeichne ich den Vomer, das Palatinum und das Operculare von jungen Axolotl und von jungen Salamandrinen als Zahnknochen. Zusammen bilden sie ein Zahnskelet, eine Bezeichnung, die zuerst Reichert gebraucht hat und die ich hier adoptire.

Vergleicht man mit diesen embryonalen Befunden die in der ersten Abtheilung dieser Schrift zusammengestellten Thatsachen, so findet man eine auffallende Uebereinstimmung der Zahnknochen der Tritonen und des Axolotl mit dem Vomer, Palatinum und Operculare von Siren lacertina. Obwohl ich leider nicht in der Lage war, dieselben histologisch zu untersuchen, so bin ich doch ziemlich fest davon überzeugt, dass letztere einzig und allein aus verschmolzenen Zähnen bestehen und dass sie durch Hinzutritt neuer Zähne an ihrem inneren Rand sich vergrössern. Wenn dies der Fall ist, so ist uns in Siren lacertina eine phylogenetische Entwicklungsform des Amphibienstammes erhalten, welche uns noch im ausgewachsenen Zustand eine Bildung zeigt, welche bei den übrigen Amphibien nur in ihrer Ontogenie vorübergehend auftritt.

(Entwicklung des Dentale, Intermaxillare und Maxillare.) Die Entwicklung der embryonalen Knochen der zweiten Gruppe, zu welcher ich das Dentale, Intermaxillare und Maxillare gestellt habe, vollzieht sich nur theilweise in der hier angeführten Weise. Wir haben bereits oben gesehen, wie bei Embryonen kurze

Zeit vor dem Verlassen der Eihüllen die Anlage des Dentale an der Aussenseite des Meckel'schen Knorpels als zarter Knochenstreifen nachzuweisen ist. Derselbe trägt ursprünglich keine Zähne. An frisch ausgeschlüpften Larven entwickeln sich aber solche in der Schleimhaut und treten mit seinem oberen Rande in Verbindung. An 1 Cm. langen Larven trägt das mittlere Ende des Dentale einen Zahn; an wenig älteren Thieren sieht man indessen bald einen zweiten, dritten, vierten und sofort dem oberen Knochenrand aufsitzen. Das Hinzutreten eines neuen Zahnes geschieht immer zur Seite seines Vorgängers. Hierdurch erleidet das Dentale in seiner Form Veränderungen, indem jetzt seinem oberen Rande ein neuer die Zähne tragender schmaler Knochenstreifen hinzugefügt ist. Während die zuerst gebildete Lamelle vertical gestellt ist, lagert der neu hinzutretende Streifen horizontal auf dem Knorpel. Bei Betrachtung des Unterkiefers von oben bemerkt man daher nur den zahntragenden Theil des Dentale, wie dies auf Tafel IV in Figur 10 dargestellt ist. Ueberall wo ein Zähnchen sitzt, ist derselbe breiter, schmäler zwischen zwei Zähnchen. Der Streifen vergrössert sich seitlich, der Ausdehnung der Zahnreihe entsprechend.

Das Intermaxillare tritt später als das Dentale auf. Es erscheint an 1,2 Cm. langen jungen Larven zunächst als ein sehr kleines dreiseitiges Knochenblättchen, welches an der Aussenseite des Oberkieferrandes liegt (Taf. IV Fig. 16). In einiger Entfernung einwärts von ihm trifft man im Schleimhautgewebe auf zwei Zahnspitzchen (x), deren unterer Theil noch in der Entwicklung begriffen ist und welche mit der Anlage des Intermaxillare noch in keiner Beziehung stehen. An älteren Larven hat sich das dreiseitige Blättchen im Ganzen vergrössert und sind Zähne mit ihm in Verbindung getreten. Taf. IV Fig. 14 zeigt uns ein solches Stadium von 1,3 Cm. langen Axolotllarven. Die nach oben gelegene Spitze des Intermaxillare hat sich beträchtlich verlängert und bildet den Processus nasalis. An seinem Mundhöhlenrand sind drei Zähnchen befestigt und bilden in gleicher Weise wie am Dentale einen schmalen in horizontaler Richtung verlaufenden Knochenstreifen. Bei älteren Larven vergrössert sich der Knochen und mit ihm gleichen Schritt haltend die Zahnreihe, indem neue Zähne seitlich hinzugefügt werden.

Das Maxillare tritt sehr spät auf zu einer Zeit, wo das Intermaxillare schon eine ansehnliche Grösse erreicht hat. Seine

erste Anlage beobachtete ich an einer Axolotllarve von 2 Cm. Länge (Taf. IV Fig. 11). Hier lag seitlich vom Zwischenkiefer ein ganz kleines Knochenblättchen aussen am Eingang in die Mundhöhle, also auf der Gesichtsseite des Schädels. Es stand noch nicht mit einem Zahne in Verbindung, dagegen bemerkte man unter ihm in der Mundschleimhaut locker befestigt die Spitze eines noch in der Entwicklung begriffenen Zähnchens (x). Dasselbe lag in der Verlängerung der Zahnreihe des Intermaxillare. An älteren Larven vergrössert sich die Anlage des Maxillare nach rückwärts, wobei ein Zähnchen nach dem andern von vorn nach hinten mit ihm sich verbindet. An 2,5 Cm. langen Axolotl zählte ich deren zehn.

Wie aus der Darstellung hervorgeht, tragen ursprünglich das Dentale, Intermaxillare und Maxillare eine einfache Zahnreihe. Dieses Verhältniss ändert sich aber bald, indem zwischen zwei der älteren Zähnchen von hinten je ein neues sich anfügt (Taf. IV Fig. 31 u). Hierdurch vergrössert sich der horizontale Knochenstreifen, welcher in der Mundschleimhaut liegt, in gleicher Weise, wie der Vomer etc. wächst. Die jüngst hinzugetretenen Zähnchen springen wie dort vom Innenrand des Streifens mit ihrer quadratischen Basalplatte hervor (u). Die Zahnreihe ist der Art eine doppelte geworden. Es wird dieses Wachsthum, wie bei den Knochen der ersten Gruppe, durch eine Ersatzleiste vermittelt, welche am Rand des Ober- und Unterkiefers sich befindet (Taf. V Fig. 1, E).

Aus den hier angeführten Thatsachen sehen wir, wie das Dentale, Maxillare und Intermaxillare aus zwei verschiedenen Theilen sich zusammensetzen. Der zuerst gebildete Theil liegt auf der Gesichtsfläche des Schädels im Cutisgewebe. Er ist daher eine Ossification des äusseren Integuments. Aus ihr entsteht die vertical gestellte Lamelle des Ober- und des Zwischenkiefers, der Processus nasalis, und die den Meckel'schen Knorpel von aussen einscheidende Lamelle des Dentale. Der später gebildete Theil liegt in der Mundhöhle. Er entsteht in gleicher Weise wie der Vomer, das Palatinum und Operculare durch Verschmelzung der Basalplättchen von Zähnen und ist mithin eine Ossification der Schleimhaut. Aus ihr geht der Processus palatinus des ausgebildeten Maxillare und Intermaxillare hervor. Somit gelangen wir zu dem Endergebniss, dass die am Mundhöhlenrand gelegenen Knochen durch eine Ossification des Integumentes und durch eine Ossification der Mundschleimhaut, welche miteinander verschmelzen, gebildet werden.

(Entwicklung des Angulare, Pterygoids und Parasphenoids.) Die Knochen der dritten Gruppe, das Angulare, Pterygoid und Parasphenoid, bieten in ihrer Entwicklung wenig bemerkenswerthes dar. Das Parasphenoid gehört mit zu den am spätesten auftretenden Knochen (Taf. I Fig. 33, Taf. IV Fig. 36 O. ps). Ich beobachtete es zur Zeit, wo das Maxillare sich bildet, als eine dünne gitterförmig durchbrochene Lamelle von ovaler Gestalt. Sie bedeckte fast den ganzen Zwischenraum an der Schädelbasis zwischen Vomer, Palatinum und Pterygoid. Das Pterygoid (Taf. I Fig. 33, Taf. IV Fig. 36 O. pt), hängt, wie wir schon früher hervorgehoben haben, ursprünglich mit dem Palatinum zusammen und erhält sich dieser Zusammenhang auch noch bei älteren Larven. Es verläuft hier unter dem Boden der Augenhöhle als zarter Knochenstreifen schräg nach aussen und rückwärts bis zum Quadratknorpel. Die Stellung des letzteren ist für die Tritonenlarven eine sehr bemerkenswerthe, indem sie von dem ausgebildeten Zustande abweicht und uns embryonal ein Verhältniss vorführt, welches wir im vergleichend anatomischen Theil bei den am niedrigsten stehenden Amphibien, bei Siren, Proteus, Menobranchus und Axolotl vom erwachsenen Thiere beschrieben haben. Der Quadratknorpel verläuft nämlich von dem Knorpel der Labyrinthregion entspringend noch in schräger Richtung weit nach vorn, so dass die Articulationsfläche für den Unterkiefer, wenigstens bei den Salamandrinen, weniger weit nach hinten liegt, als beim ausgewachsenen Thiere.

Der dritte Knochen dieser Gruppe, das Angulare, kann seiner Lage nach als Integument- und als Schleimhaut-Ossification gedeutet werden. Aus später zu erörternden Gründen zähle ich es zu den Integument-Ossificationen.

Was die histologische Beschaffenheit dieser zahnlosen Knochenblättchen betrifft, so bestehen sie einzig und allein aus sklerosirtem und verkalktem Bindegewebe und enthalten keine Zellen eingeschlossen; sie bilden dicht unter dem Epithel dünne und biegsame, von zahlreichen grösseren und kleineren Löchern netzartig durchbrochene Lamellen.

Zum besseren Verständniss der Art und Weise, wie die bis jetzt einzeln für sich betrachteten Knochen im Zusammenhang angeordnet sind, gebe ich noch zum Schluss dieses Abschnittes eine kurze Schilderung von der Beschaffenheit des Mundhöhlenskelets in zwei der wichtigsten Larvenstadien. — Auf einem jüngeren Stadium, wie solches auf Taf. IV Fig. 37 von einer 1,8 Cm. langen Axolotl-

larve dargestellt ist, begrenzt den oberen Rand der Mundöffnung jederseits nur ein Intermaxillare (O. i.), welches etwa sechs Zähne trägt. Ein Maxillare und Parasphenoid fehlt noch. Hinter ihm liegen in bogenförmiger Anordnung die Gaumenknochen, ein Vomer (O. v) mit etwa acht Zähnen und ein grösseres Knochenstück, das in seiner vorderen Hälfte (O. p.) eine Anzahl Zähne trägt, nach rückwärts dagegen zahnlos ist und mit diesem Theil (O. pt.) bis an den Quadratknorpel stösst. Dieser Knochen vereinigt in sich die Elemente des Palatinum und des Pterygoids und muss daher als Pterygopalatinum gedeutet werden.

Auf einem älteren Stadium, ich lege der Beschreibung eine Axolotllarve von 2,5 Cm. Länge zu Grunde (Taf. IV. Fig. 36), ist der Oberkieferbogen durch die Entwicklung eines Maxillare vervollständigt. Dieses und das Intermaxillare tragen eine längere doppelte Reihe von Zähnen. Die Mitte der Schädelbasis bedeckt ein dünnes Parasphenoid. Der Vomer und das Pterygopalatinum haben sich bedeutend vergrössert und ist die Oberfläche von beiden etwa mit je 30 Zähnen bedeckt. Zwischen Maxillare und Vomer bemerkt man die innere Nasenmündung (γ). Der Unterkiefer ist aus dem Meckel'schen Knorpel und drei Belegknochen, einem Dentale, Operculare und Angulare zusammengesetzt (Taf. IV Fig. 29).

b) Umwandlung des Embryonalskelets in das bleibende.

An dem Skelet der jungen Urodelenlarven, wie es in dem vorhergehenden Abschnitt beschrieben worden ist, müssen zahlreiche Veränderungen vor sich gehen, ehe es die bleibende Beschaffenheit beim erwachsenen Thier erlangt. Die Processe, welche diese Umwandlung bewirken, sind, vom Weiterwachsthum abgesehen, hauptsächlich von zweierlei Art. Einmal finden an den Zähnen sowohl als auch an den Knochen Resorptionsvorgänge in ganz bestimmter Weise statt, und zweitens combiniren sich hiermit Lageveränderungen von knorpligen und von knöchernen Theilen.

Resorptionsvorgänge kann man am Embryonalskelet schon in einer sehr frühen Zeit und an sehr kleinen Larven beobachten. Auch hier empfiehlt sich besonders die Untersuchung der Theile in situ und Aufhellung des Präparates mit Natronlauge. Bei Anwendung dieser Methode sieht man an ungefähr 2 Cm. langen Axolotllarven, deren Palatinum und Vomer etwa je 15, deren Oper-

culare etwa 20 Zähne trägt, wie der äussere Rand der genannten Knochen an einzelnen Stellen eigenthümlich beschaffene Contouren darbietet (Taf. IV Fig. 32 u. 33 f.). Hie und da zeigt derselbe tiefe Einbuchtungen, die wieder mit kleinen bogenförmigen Einsprüngen besetzt sind. Hierdurch erscheint der Knochenrand wie ausgenagt. In den Buchten bemerkt man in zahlreichen Fällen kleine isolirte Zahnspitzchen (α) in der durch Natronlauge aufgehellten Schleimhaut. Als in der Entwicklung begriffene Zähne können dieselben nicht gedeutet werden, da an dem Aussenrand der Knochen solche nie neu entstehen. Auch auf mechanischem Wege durch die Präparation können sie nicht von der Innen- nach der Aussenseite der Knochen gelangt sein. Die kleinen Zahnspitzchen im Schleimhautgewebe lassen sich daher nur als noch nicht resorbirte Theile von Zähnen betrachten, deren Basis durch Resorptionsvorgänge aufgelöst ist. Hierfür sprechen auch die so charakteristisch gestalteten Defecte am äusseren Knochenrand, welche vollkommen Howship'schen Lacunen gleichen.

Unsere Vorstellung von der Beschaffenheit der so eigenthümlichen embryonalen Zahnplatten des Vomer, Palatinum und Operculare erfährt hierdurch eine wesentliche Erweiterung. Wir finden, wie der innere und der äussere Knochenrand ein ganz entgegengesetztes Verhalten darbieten. Am inneren Knochenrand liegt eine Ersatzleiste, hier entstehen fortwährend neue Zähne. Indem dieselben untereinander und mit ihren Vorgängern verwachsen, bewirken sie eine Vergrösserung der Zahnplatte. Am äussern Rande dagegen wird Knochen- und Zahngewebe aufgelöst und hierdurch eine Reduction der den Knochen zusammensetzenden Zähne herbeigeführt. Oder mit andern Worten, von innen wächst, von aussen verkleinert sich die Zahnplatte. — Bei Siren lacertina werden die hier geschilderten Vorgänge wahrscheinlich noch beim erwachsenen Thiere am Vomer, Palatinum und Operculare stattfinden, sodass eine Untersuchung derselben auch in der Beziehung wünschenswerth erscheint.

Es liegt auf der Hand, dass bei diesem Process entweder die Zahnplatte oder die Ersatzleiste ihre Lage allmählich verändern muss. Das erstere scheint mir das ursprüngliche Verhältniss zu sein. Die Ersatzleiste behält ihre Lage bei, die Zahnplatte dagegen rückt in demselben Maasse nach aussen, als an ihrer inneren Seite sich neue Zähne anfügen. Ihrer Vergrösserung wird durch eine am

äusseren Rande stattfindende Resorption ein bestimmtes Ziel gesetzt und dadurch ihr sonst unbeschränktes Wachsthum regulirt. Ein Analogon hierzu bietet uns die Lageveränderung, welche die Zähne der Selachier erleiden. Wie schon früher angeführt ist, bewegt sich die Schleimhaut, welche die Zähne trägt, über den Kieferknorpel wie über eine Walze nach aussen. Auch hier werden an der Innenseite des Kieferknorpels Zähne neugebildet und an der Aussenseite wieder resorbirt. Denken wir uns daher die Basalplatten der Haifischzähne nur ein wenig vergrössert und mit einander verschmolzen, so erhalten wir eine Bildung, welche vollkommen den Zahnplatten am Gaumen der Urodelenlarven gleicht und wie diese ihre Lage verändert.

Dass die Resorption des Knochen- und Zahngewebes bei den kleinen Larven bereits schon durch die Ostoklasten bewirkt wird, erscheint mir sehr wahrscheinlich. Zum ersten Male habe ich solche bei 6 Cm. langen Larven von Salamandra mac. in Lücken von unvollständig resorbirten Zähnen auf Durchschnitten durch die Kiefer- und Gaumenknochen vorgefunden (Taf. V Fig. 2. β. Fig. 3).

Die Veränderungen, durch welche die beschriebenen Resorptionsvorgänge die definitive Gestaltung des Mundhöhlenskelets herbeiführen, sind für die Salamandrinen bedeutender als für Axolotl. Bei letzterem unterscheidet sich das ausgebildete Skelet vom embryonalen nur dadurch, dass die vielreihige in eine zweireihige Zahnstellung reducirt ist und dass das Palatinum vom zahnlosen Pterygoid sich losgelöst hat. Zu welcher Zeit diese Veränderungen erfolgen, war ich aus Mangel von älteren Larven nicht in der Lage festzustellen. Die älteste der untersuchten Axolotllarven maass 4 Cm. in der Länge. Ausser einer Zunahme in der Grösse der Knochen und in der Zahl der ihnen aufsitzenden Zähne war eine Abweichung von früheren Befunden nicht wahrzunehmen. Pterygoid und Palatinum hängen noch untereinander zusammen. Indem somit die Reduction des Zahnbesatzes und die Lostrennung des Palatinum wohl erst bei älteren Thieren erfolgt, erklärt sich die früher hervorgehobene abweichende Darstellung Cuvier's und Owen's vom Zahnbesatz des Vomer, Palatinum und Operculare, sowie die Angabe, dass der vordere Theil des Pterygoids Zähne trage. Genannte Forscher werden nur jugendliche Formen untersucht haben, wofür die Abbildung des Axolotlschädels in Cuvier's Ossemens fossiles, welche Owen copirt hat, spricht.

Bei Salamandra mac. und bei Triton habe ich den Eintritt und den weiteren Verlauf der den fertigen Zustand herbeiführenden Veränderungen in den wichtigsten Punkten verfolgen können. Bei einem Landsalamander von 6,2 Cm. Länge bilden die Gaumenknochen noch wie bei jüngeren Larven einen dem Kieferrand parallelen Bogen (Taf. I Fig. 3), in ihrer Form und Beschaffenheit aber haben sie Veränderungen erlitten. Während der Vomer (O. v.) nach rückwärts über und über mit Zähnchen bedeckt ist, ist seine vordere äussere Fläche auf eine kleine Strecke zahnlos. Augenscheinlich sind hier lebhaftere Resorptionsvorgänge thätig gewesen, welche indessen nur die Zahnkegel, nicht aber ihre Basis und das die Zähne untereinander verkittende Cement betroffen haben. Dieser Process ist von hoher Bedeutung, indem er zur Entstehung eines selbständigen von der Zahnbildung nicht mehr abhängigen Knochengewebes führt. — Ferner ist das kleine Palatinum (O. p.) auf der einen Seite des Schädels vom Pterygoid abgelöst. Letzteres (O. pt.) läuft nach vorn spitz zu; ersteres besitzt nach hinten und aussen einen stark ausgenagten Rand, ein Zeichen, dass hier eine Resorption in erhöhtem Maasse stattgefunden hat. Auf der andern Seite des Schädels ist das Palatinum mit dem Pterygoid noch durch einen dünnen Knochenbalken in Verbindung. — Am Unterkiefer endlich ist das Operculare in einen dünnen Knochenstreifen mit 1—2 Zahnreihen umgewandelt. Der äussere Rand ist mit Howship'schen Lacunen bedeckt.

Bei einer etwas älteren Larve eines Landsalamanders (von 6,6 Cent. Länge) ist die ganze äussere Fläche des Vomer zahnfrei; am inneren Rand desselben, wo allein die Zähne sich noch erhalten haben, stehen sie alternirend in zwei Reihen etwa wie beim ausgewachsenen Axolotl. Das Palatinum ist beiderseits vom Pterygoid vollständig getrennt und hat sich zwischen beiden der Zwischenraum mehr vergrössert. In der Gegend des Operculare sind keine Zähne mehr wahrzunehmen. Man findet daselbst nur noch einen sehr dünnen schmalen Knochenstreifen mit ausgezacktem äusserem Rande. Die Ersatzleiste hat sich augenscheinlich rückgebildet, während die Resorptionsvorgänge nach wie vor stattfinden. Dieselben führen endlich, wie zur Auflösung der Zähne, so auch zur schliesslichen Auflösung des ganzen Operculare. Wenigstens konnte ich bei einem 9 Cm. langen Salamander kein selbständiges Knochenstück an der Stelle des Operculare mehr nachweisen und schliesse

ich hieraus auf seine vollständige Rückbildung, da ich Umstände, welche auf eine Verschmelzung mit dem Dentale oder Angulare hindeuten könnten, nicht aufgefunden habe.

Aehnliche Resultate lieferte mir die Untersuchung älterer Tritonlarven. Bei einem 3,5 Cm. langen Exemplar (Taf. I Fig. 33) waren Palatinum und Pterygoid noch mit einander verbunden, bei einer 4 Cm. langen Larve dagegen (Taf. I Fig. 4) war die Trennung auf beiden Seiten schon eine vollständige geworden. Howship'sche Lacunen und isolirt im Schleimhautgewebe liegende noch nicht resorbirte Zahnspitzchen zeigten auch hier wieder die Art und Weise des Processes an, durch welchen die Trennung des Pterygopalatinum in zwei isolirte Stücke herbeigeführt worden war. An noch älteren Larven ist am Unterkiefer von dem ursprünglich vorhandenen zahntragenden Operculare keine Spur mehr wahrzunehmen.

Eine Ergänzung zu den soeben beschriebenen Bildern, welche durch Natronlauge aufgehellte Präparate liefern, geben uns Durchschnitte durch entkalkte zahntragende Knochen. Um die Beschaffenheit eines solchen auf einem älteren Entwicklungsstadium kennen zu lernen, diene als Beispiel ein frontaler Durchschnitt durch den Vomer einer 5,5 Cm. langen Salamanderlarve, wie solcher auf Taf. V Fig. 2 dargestellt ist. Man findet hier im Schleimhautgewebe einen stärkeren Knochenstreifen, welcher hie und da in seiner Grundsubstanz ein Knochenkörperchen eingeschlossen enthält. Auf seiner oberen Fläche sitzen nach einwärts drei Zahnkegel, von welchen der mittlere nur an der Basis vom Schnitt getroffen ist. Während der nach innen gelegene Zahn vollkommen intact ist, zeigt der aussen liegende eine defecte Stelle, in welcher vielkernige Zellen liegen. Ein äusserer dünnerer Theil des Knochens ist von Zähnen entblösst. Eine Ersatzleiste, durch welche das Wachsthum des Knochens mit vermittelt wird, liegt an seinem Innenrand und bemerkt man an derselben ein schon ziemlich weit entwickeltes Zahnspitzchen.

Mit den Veränderungen am embryonalen Skelet, welche hauptsächlich durch Resorptionsprocesse herbeigeführt werden, verbinden sich noch weiter Umbildungen, welche in einer Verlagerung der einzelnen Theile bestehen. Während bei jungen Larven der Quadratknorpel schräg nach vorn gerichtet ist und die Articulationsfläche für den Unterkiefer fast in der Mitte des Schädels liegt (Taf. I Fig. 3, 4 u. 33), ändert sich dies bei älteren Larven. Der Quadratknorpel

nimmt eine mehr quere Stellung zur Längsaxe des Kopfes ein, das Unterkiefergelenk wandert weiter nach rückwärts. Im Zusammenhang hiermit sehen wir das vom Palatinum losgelöste Pterygoid gleichfalls seine Stellung verändern, indem es mit seiner vorderen Spitze (dem Processus maxillaris) seitwärts rückt. Während dieselbe ursprünglich schräg nach einwärts gerichtet ist, blickt sie beim erwachsenen Thiere schräg nach aussen. So vollzieht sich bei der Larvenentwicklung der Salamandrinen unter unsern Augen ein Process, den wir bei der Untersuchung niederer und höherer Amphibienformen in seiner phylogenetischen Entwicklung bereits kennen gelernt haben.

Die weiteren Veränderungen bestehen in einer allmählich sich vollziehenden Verlagerung der Gaumenknochen, indem besonders das Palatinum weiter nach der Mittellinie des Schädels und nach rückwärts wandert, und ist hiermit die Metamorphose des embryonalen in das ausgebildete Skelet vollendet. Dies ist bei einem 9 Cm. langen Landsalamander etwa der Fall. Hier besitzen die einzelnen Knochen im Grossen und Ganzen die Lage wie beim ausgewachsenen Thiere; dagegen ist die Zahnstellung noch eine zweizeilige. Da ich noch ältere Thiere nicht untersucht habe, so habe ich den Uebergang der mehrreihigen in die einreihige Zahnstellung und die hiermit zusammenhängende Entstehung des Processus dentalis nicht verfolgen können.

c) Allgemeine Resultate.

Die über die Entwicklung des Mundhöhlenskelets der Urodelen angestellten Beobachtungen erlauben uns nach zwei Seiten allgemeinere Betrachtungen anzustellen. Einmal gewähren sie uns in die innige Beziehung, welche zwischen der phylogenetischen und der ontogenetischen Entwicklung der Organe besteht, einen Einblick, und zweitens lehren sie uns für einen Theil des Mundhöhlenskelets eine Art der Entstehung, welche mir für die Genese des Kopfskelets überhaupt von Bedeutung zu sein scheint.

Um den ersten Punkt recht zu würdigen, will ich hier einen Vergleich zwischen den wichtigsten Befunden des vergleichend anatomischen und des entwicklungsgeschichtlichen Theiles anstellen, indem ich hierdurch zu zeigen hoffe, wie nothwendig für das Verständniss organischer Formen es ist, gleichzeitig beide Wege der

Forschung einzuschlagen. Zugleich wird sich bei diesem Vergleich zeigen, wie durch Anwendung beider Methoden man eine Controlle seiner Untersuchungsresultate auszuüben vermag.

In dem Kapitel, welches über die Stellung der Zähne handelt, war ich durch vergleichende Betrachtung zu dem Schluss gelangt, dass die vielreihige Zahnstellung auf den Knochen die primäre, die zwei- und einreihige dagegen aus dieser abzuleiten sei. Ich ging hierbei von der Thatsache aus, dass der Vomer, das Palatinum und das Operculare bei Siren vollständig von Zähnen bedeckt sind, während sie bei Axolotl zwei, bei den Salamandrinen dagegen nur eine Zahnreihe aufweisen, dass ferner Siren und Axolotl in ihrer ganzen Organisation niedriger stehende Formen als die Salamandrinen sind. Da nun die einreihige aus der vielreihigen Zahnstellung, aber nicht diese aus jener sich ableiten liess und für diese Differenzirung Anpassungsbedingungen als veranlassende Momente aufgefunden werden konnten, so mussten wir die vielreihige als die ursprüngliche, die einreihige als eine erst später erworbene Stellung beurtheilen. Der Schluss war um so mehr gestattet, als das Ergebniss mit der phylogenetischen Aufeinanderfolge der untersuchten Amphibienspecies (Siren, Axolotl, Salamandrinen) im Einklang stand. Dieser auf Vergleichung beruhende Schluss hat nun im entwicklungsgeschichtlichen Theile dieser Untersuchung seine Bestätigung gefunden. Denn bei den untersuchten Salamandrinen tritt überall ursprünglich eine vielreihige Anordnung auf und aus dieser bildet sich erst secundär die einreihige aus.

Bei einem Vergleich der Lagerung der Gaumenknochen bei den verschiedenen Amphibienarten liess sich der Satz aufstellen und in vieler Hinsicht begründen, dass die bogenförmige Anordnung der Knochen die primäre sei und dass aus ihr durch Differenzirung die abweichenden Knochenlagen bei den Derotremen, Salamandrinen und Anuren hervorgegangen seien. Auch für dieses durch anatomische Vergleichung gewonnene Resultat ist der embryologische Beweis geliefert worden. Wir haben gesehen, wie auf früheren Entwicklungsstadien Axolotllarven nnd Salamandrinenlarven zunächst einander völlig gleichen. Bei beiden bilden Vomer, Palatinum und Pterygoid hinter dem Kieferbogen einen diesem parallelen zweiten Bogen. Während aber im Laufe der embryonalen Entwicklung bei jenen die Lagerung der Gaumenknochen nahezu die gleiche bleibt, erleidet sie allmählich

bei diesen eine bedeutende Veränderung, bis schliesslich die so abweichende Bildung beim ausgewachsenen Thiere entstanden ist.

Die nach den einzelnen Amphibienordnungen verschiedene Stellung des Quadratknorpels habe ich im vergleichend anatomischen Theil als eine Reihe von Entwicklungsstadien beschrieben und den Satz aufgestellt, dass ursprünglich der Quadratknorpel schräg nach vorn zur Längsaxe des Primordialcranium gerichtet gewesen sei und dass dem entsprechend die Articulationsfläche für den Unterkiefer weit nach vorn gelegen habe. Bei den Salamandrinen lässt sich dieser Process in seiner Entwicklung verfolgen und hierdurch die Richtigkeit des früher aufgestellten Satzes beweisen.

Ausser diesen drei besonders in die Augen springenden Beispielen zeigt uns noch eine Reihe weiterer Thatsachen von mehr beschränkter Bedeutung, wie Embryologie und vergleichende Anatomie sich gegenseitig ergänzen und ein tieferes Verständniss einer jeden derselben erst erlangt wird, wenn man beide gleichzeitig berücksichtigt. So lässt es sich zum Beispiel nur durch die vergleichende Anatomie verstehen, warum bei den Larven der Salamandrinen ein zahntragendes Knochenstückchen, welches später sich rückbildet, am Unterkiefer auftritt. Denn dieselbe lehrt uns, dass es eine von den niedriger stehenden Amphibienformen ererbte Bildung ist, indem sie zeigt, wie Siren und Axolotl dauernd ein Operculare besitzen. Dagegen liefert uns auf der andern Seite erst wieder die Entwicklungsgeschichte den Beweis, dass bei Triton cristatus das Vomeropalatinum wirklich zwei Knochen in sich vereint, und bestätigt so die Deutung, welche vergleichend anatomische Erwägungen nahe legten. Ebenso eröffnet uns erst die Entwicklungsgeschichte ein richtiges Verständniss für jene Thatsache, dass bei Proteus und Menobranchus jederseits nur zwei Gaumenknochen vorhanden sind, von welchen der letzte auf seinem vorderen Abschnitte Zähne trägt. Zwar konnten wir schon im vergleichend anatomischen Theil das letzte Knochenstück als Pterygopalatinum deuten, indem wir im vorderen zahntragenden Abschnitt das Homologon des Palatinum, im hinteren zahnlosen Theile das Homologon des Pterygoids erblickten. Dagegen liess sich nicht entscheiden, ob auch in dieser Bildung die niedriger stehenden Formen den ursprünglichen oder einen erst erworbenen Zustand uns erhalten haben. Hier führt uns wieder die Embryologie auf den richtigen Weg. Sie macht uns mit der bemerkenswerthen

Thatsache bekannt, dass bei den Larven von Axolotl und von den Salamandrinen Pterygoid und Palatinum ursprünglich ein einziges Knochenstück, ein Pterygopalatinum, bilden und dass aus diesem erst secundär durch Trennung zwei besondere Skelettheile entstehen. Durch Vorführung dieser Thatsachen leitet sie uns nothwendiger Weise zu dem Schluss, dass ursprünglich alle Amphibien ein einfaches Pterygopalatinum besessen haben und dass dieser primäre Zustand in den durch Kiemen athmenden Amphibien, Proteus und Menobranchus, sich phylogenetisch jetzt noch nachweisen lässt.

Ein zweites Resultat von allgemeinerem Interesse, zu welchem die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung uns geführt hat, ist die Erkenntniss der Art, in der ein Theil der Knochen des Mundhöhlenskelets entstanden ist. Es wurde durch dieselbe gezeigt, wie eine Anzahl in der Schleimhaut gelegener Zähnchen mit ihren Basalplatten verschmelzen und wie hierdurch kleine Zahnplatten gebildet werden, die wir als die Anlage des Vomer, Palatinum und Operculare betrachten müssen. Diese Zahnplatten wachsen an ihrem inneren Rand durch Ausbildung neuer Zähne und werden am Aussenrand wieder durch Resorption verkleinert. Weiterhin wurde gezeigt, wie auf einer noch späteren Entwicklungsstufe im Schleimhautgewebe eine zum Theil zahnlose Knochenplatte angetroffen wird. Dieselbe ist dadurch entstanden, dass die Resorption nur den oberen Theil der Zahnkegel betroffen, das ihre Basis verkittende Cement aber übrig gelassen hat. Zahncement ist so zu einem selbstständigen Knochen geworden; oder mit anderen Worten, aus verschmolzenen Zähnen, aus einer Zahnplatte, ist eine Knochenplatte entstanden. Wie dieselbe auch späterhin noch vielfach durch die auf ihr festsitzenden Zahnbildungen in ihrer äusseren Beschaffenheit bestimmt wird und in Folge der Entstehung neuer Zähne wächst, hat der vergleichend anatomische Theil dieser Untersuchung uns gezeigt und erinnere ich hier noch einmal an die poröse Knochenmasse, welche bei Axolotl den Gaumenknochen in Form eines schmalen Streifens aufgelagert ist, und an den Processus dentalis der Salamandrinen, jene leistenförmige Verdickung der Knochenoberfläche, deren Entstehung sich auf eine Anhäufung von Zahncement zurückführen und mit der Umwandlung der vielreihigen in die einreihige Stellung der Zähne in Zusammenhang bringen lässt.

Dieselbe Art der Entstehung wurde, wie für die Gaumenknochen, so auch für einen Theil des Dentale, Maxillare und Intermaxillare aufgefunden. Wie im ersten Theil dieser Untersuchung hervorgehoben worden ist, kann man namentlich an den zwei letztgenannten Knochen drei miteinander verbundene Lamellen, einen Processus palatinus, dentalis und einen Processus nasalis unterscheiden. Der Processus palatinus entsteht wie die Gaumenknochen durch eine Verschmelzung embryonaler, in mehreren Reihen stehender Zähne untereinander. Der Processus dentalis durch Verschmelzung von Cementtheilen, indem die mehrreihige in die einreihige Zahnstellung übergeht. Der Processus nasalis hat einen anderen Entstehungsmodus, indem er eine Ossification des Integumentes ist. Wir gelangen somit zu dem Resultate, dass am Mundhöhlenrand Integument- mit Schleimhautossificationen sich verbinden und dass letztere in gleicher Weise aus Verschmelzung von Zähnen wie die Gaumenknochen zu erklären sind.

Wie das Pterygoid, Parasphenoid und Angulare sich zu diesem Entwicklungsmodus verhalten, soll in einem späteren Abschnitt erörtert werden.

Wenn ich in der angeführten Weise einen Theil der Deckknochen der Mundhöhle aus verschmolzenen Zähnchen ableite, so soll hiermit nicht gesagt sein, dass nun zum Beispiel die Gaumenknochen der Salamandrinen in ihrer fertigen Form nur aus verschmolzenen Cementtheilen zu erklären seien. Vielmehr müssen wir aus der Form des fertigen Knochens schliessen, dass, sowie durch unvollständige Resorption von Zähnen eine Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden ist, dieselbe sich nun auch selbstständig weiter entwickelt, verdickt und verbreitert, indem sie angrenzendes Schleimhautgewebe in den Verknöcherungsprocess mit hineinzieht. Mit anderen Worten: der in seiner ersten Entstehung von Zahnbildungen ableitbare Knochen wird zu einer selbstständigen Bildung, die in ihrer eigenen Richtung sich fortentwickelt und nur zum Theil noch in ihrer Form von den Zähnen bestimmt wird, so lange diese sich nicht völlig auf der Knochenoberfläche rückgebildet haben.

Durch die Erkenntniss, dass ein Theil der Skeletknochen aus Zahnbildungen hervorgegangen ist, gewinnen wir in die Genese des knöchernen Schädels und seine Stellung zum Cranium der Knorpel-

fische einen neuen Einblick. Bisher musste eine vergleichend anatomische Betrachtung des Mundhöhlenskelets mit den Knochenfischen und Amphibien abschliessen. Bei diesen Gruppen treten die Knochen scheinbar plötzlich und unvermittelt auf; durch die hier mitgetheilten Beobachtungen ist es uns ermöglicht, die vergleichende Betrachtung auf niedere Verhältnisse auszudehnen und in den Zahnbildungen der Selachier die ersten Anfänge der in höheren Classen zu solchem Umfang gediehenen Skeletbildungen zu erkennen.

d) Geschichtlicher Ueberblick.

An die Darstellung meiner eigenen Beobachtungen schliesse ich einen geschichtlichen Ueberblick über die Arbeiten früherer Untersucher und muss ich hierbei etwas ausführlicher verfahren, da merkwürdiger Weise die widersprechendsten Angaben über die Beschaffenheit sowohl als auch über die Zurückführung des Mundhöhlenskelets der Larven in das der älteren Thiere gemacht worden sind. Durch eine genaue geschichtliche Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der strittigen Punkte hoffe ich am sichersten zur Klärung des so interessanten Gegenstandes beizutragen.

Das Mundhöhlenskelet der Urodelenlarven ist schon von verschiedenen Seiten bearbeitet worden. Der erste, welcher die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf dasselbe in mehreren Arbeiten gelenkt hat, ist Rusconi, dem wir überhaupt die ersten eingehenden Mittheilungen über die Organisation der Larven der geschwänzten Amphibien zu verdanken haben. Von einer jungen Tritonlarve giebt er in seinen Amours des Salamandres aquatiques eine ziemlich getreue Abbildung aus dem Stadium, wo die Maxillaria noch nicht angelegt sind. Er beschreibt[1], dass bezahnte Intermaxillaria, welche in der Mittellinie miteinander verwachsen sind, die vordere Begrenzung der Mundhöhle bilden und dass jederseits hinter denselben eine Knorpelplatte (unser Vomer und Pterygopalatinum) sich nach rückwärts erstreckt und mit conischen Punkten (Zähnchen) dicht besetzt ist. Die Platten sollen im Larvenleben die Stelle der noch fehlenden Maxillaria vertreten und nennt er sie daher os maxillaires temporels. Später sollen sie sich mit der Entstehung der eigentlichen Maxillaria allmählich in die bleibenden Palatina

1) Man vergleiche mit der Schilderung Taf. I. Fig. 33.

umwandeln. Ihre Benennung als Maxillaires ist daher eine sehr überflüssige. Die Entstehung des Pterygoids ist ihm entgangen, ebenso der Umstand, dass sein os maxillaire temporel jederseits aus zwei Platten (Vomer und Pterygopalatinum) besteht.

In seinem späteren Werke über die Entwicklung des Landsalamanders widerruft Rusconi diese in vielfacher Hinsicht richtigen früheren Angaben und gelangt zu einer ganz irrigen Auffassung über das Verhältniss des embryonalen zum bleibenden Mundhöhlenskelet. Seiner Beschreibung legt er das auch bildlich wiedergegebene Skelet einer schon sehr weit entwickelten Larve zu Grunde, bei der Maxillaria und Intermaxillaria schon den Mundrand begrenzen. Hinter ihnen beschreibt er ganz richtig jederseits zwei mit Zähnchen dicht besetzte Knochenblättchen. Dagegen bestreitet er jetzt fälschlicher Weise ihre Umwandlung in das bleibende Vomer und Palatinum und nennt sie daher Palatins transitoires. Nach seinen Angaben soll sich nämlich ausser den zahntragenden Blättchen noch jederseits ein echtes Palatinum, welches keine Zähne trägt, am Gaumengewölbe unmittelbar hinter den Intermaxillaria vorfinden und sollen seinem inneren Rande die Palatins transitoires aufgeklebt sein. Diese lässt Rusconi nun späterhin erweichen und verschwinden, die wahren Palatina dagegen lässt er sich ausdehnen und nach rückwärts eine mit Zähnen besetzte Verlängerung treiben[1]). Hinter diesen Verlängerungen sollen späterhin zwei kleine Knöchelchen (unsere Palatina) entstehen, welche seitlich dem Parasphenoid aufsitzen und weiter nicht benannt werden. Ich kann die so merkwürdigen Angaben von Rusconi mir nur so entstanden denken, dass er den bei älteren Thieren zahnlosen äusseren Theil des Vomer für ein besonderes Skeletstück, für ein wahres Palatinum angesehen, den zahntragenden inneren Theil fälschlicher Weise von ihm gerennt und als ihm nur lose aufsitzendes Palatin transitoire gedeutet hat. Die Bildung des Pterygoids hat Rusconi auch hier nicht erkannt. Ueber das Verhalten des Quadratknorpel zum übrigen Cranium bei Larven und bei erwachsenen Thieren giebt er in seiner Darstellung des Landsalamanders eine treffende Bemerkung nebst erläuternden Abbildungen. Bei den Larven, sagt er, sind die zwei Stücke, welche den Unterkiefer tragen, nach vorwärts geneigt, beim

---

1) Der Vomer der Salamandrinen wird vielfach, wie auch hier von Rusconi, als Palatinum benannt.

Erwachsenen dagegen bilden sie einen rechten Winkel mit der Medianlinie des Schädels.

Eine kurze Note über das Mundhöhlenskelet der Salamandrinen giebt Cuvier in seinen Ossemens fossiles, indem er kurz auf die Bedeutung desselben aufmerksam macht. »Der Kopf der Wassersalamander im Larvenstadium«, sagt er, »zeigt Verschiedenheiten, welche besser untersucht zu werden verdienten, als es mir in Mitten so vieler anderer Geschäfte möglich war. So sind die Knochen, welche ich Vomer nenne, weniger an die Basis der Nasenlöcher befestigt und anstatt eine einzige Zahnreihe zu tragen, sind sie über und über mit Zähnen besetzt. Die Maxillaria sind weniger entwickelt etc.; Alles Umstände, welche wir bei Axolotl wiederfinden werden und welche sich sogar in Spuren bis zu Siren verfolgen lassen.«

Unstreitig die genauesten Angaben und die richtigste Deutung des Kopfskelets der Tritonlarven hat Dugès in seiner sorgfältigen Untersuchung über die Osteologie und die Myologie der Batrachier gegeben. Die Stellung des Quadratknorpels beschreibt er wie Rusconi: »Derselbe ist mehr nach vorwärts geneigt als beim Erwachsenen, so dass der Unterkiefer im Verhältniss kürzer ist und der Kiemenapparat mehr Raum unter dem Cranium findet.« Ebenso beschreibt und deutet er richtig die zwei hinter dem Maxillare gelegenen, vollständig bezahnten Knochenblättchen als Vomer und Palatinum und erwähnt zuerst, dass die in mehreren Reihen stehenden Zähne später zu einer Reihe reducirt werden. Dagegen sind Dugès' Angaben über die Entwicklung des Pterygoids unrichtige. Den äusseren und hinteren Rand des bezahnten Palatinum lässt er in einen Cartilage pterygoidien übergehen und bis an den Quadratknorpel reichen. An der unteren und inneren Seite dieses Cartilage pterygoidien (unseres Pterygoids) soll sich später das innere oder wahre Pterygoid als dreieckiges Knochenstück entwickeln. Der Cartilage pterygoidien soll sich nach und nach verschmälern und sich schrittweise von hinten nach vorn vom Palatinum, mit welchem er zuerst zusammenhing, ablösen. Dugès ist zu dieser falschen Darstellung dadurch geführt worden, dass er den zahnlosen Theil unseres Pterygopalatinum für einen Knorpelstreifen hält und aus ihm den knorplichen Processus pterygoideus des Primordialcranium sich entwickeln lässt, während in Wirklichkeit das knöcherne Pterygoid in der oben von mir beschriebenen Weise aus ihm entsteht.

Beim Unterkiefer lässt Dugès unser Operculare nicht resorbirt werden, er deutet es vollkommen willkürlich als Supraangulare und lässt es später mit dem Dentale verschmelzen. Unser Angulare beschreibt er als Operculo-Angulare.

Am ausführlichsten hat Reichert das Mundhöhlenskelet der Salamandrinen behandelt. In seiner Arbeit über die vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien hat er ihm ein besonderes Kapitel gewidmet, betitelt: »Das Zahnskelet der Schleimmembran bei den jungen Tritonen.« Da in diesem Kapitel in mancher Beziehung Anklänge an die von mir vorgetragene Auffassung und Bedeutung des Mundhöhlenskelets sich finden, ziehe ich es bei der eigenthümlichen Schreibweise des Verfassers vor, anstatt zu referiren, den betreffenden Passus wörtlich mitzutheilen:

Das Zahnskelet der Schleimmembran bei den jungen Tritonen.

§ 69. Um die freie Ansicht der genannten Knorpel des Wirbelskelets zu gewinnen, ist es nöthig, die Schleimhaut von denselben wegzupräpariren. Bei dieser Operation treffen wir auf zahnartige Knochenspitzen, welche sich vorzüglich an dem vordersten Theile der Schädel- und auch an der Gesichtsbasis aufgehäuft haben; ausserdem sind sie auch an der innern Fläche des Meckel'schen Knorpels zu finden. Ant. Dugès nennt die ersteren, welche er im späteren ausgebildeten Zustande beobachtete, den Appareil ptérygo-vomérien und zählte sie somit zu seinen Kopfknochen des Wirbelsystems. Es ist nothwendig, dass wir die Entwicklungsgeschichte dieser Theile vor dem weiteren Verfolge der härteren Gebilde des Wirbelsystems näher betrachten, um dann entscheiden zu können, wofür der jetzt sich entwickelnde Apparat zu halten ist.

Zuvörderst müssen wir wiederholen, dass wir ausser den besprochenen Bildungsmassen des Wirbelsystems niemals noch andere Anhäufungen von seinem Blastema an der inneren Fläche der Kopfvisceralröhre gesehen haben. Es zieht sich vielmehr die blosse Schleimmembran längs der inneren Seite der Schädelbasis und der Visceralbogen, liegt daselbst lose an und nur an einzelnen Stellen, namentlich wo Oeffnungen sich befinden, ist sie fester mit den Gebilden des serösen Blattes verbunden. Dennoch gelingt es mit einiger Vorsicht, die Röhre der Schleimhautmembran vollständig heraus-

zunehmen, in welchem Falle wir die freie Ansicht des Wirbelsystems in der Art, wie wir es früher beschrieben, gewinnen.

Wenn nun die erste Spur einer Sonderung der Rücken- und Visceralplatten in Hart- und Weichgebilde stattfindet, so häuft sich die Bildungsmasse der Schleimhaut zuerst in den Gegenden, wo sie an der vorderen Abtheilung der Schädel- und an der hinteren Partie der Gesichts-Basis, sowie an der inneren Fläche der Meckel'schen Knorpel gelagert ist, zu einer dickeren und ziemlich consistenten Membran an. Obgleich diese letztere an den respectiven Knorpeln des Wirbelsystems etwas inniger befestigt ist, so hält es gar nicht schwer, sie mit der übrigen Schleimhaut im Zusammenhange loszutrennen. Nicht lange, so zeigen sich auf ihr weisse Pünktchen, welche nach und nach immer mehr hervortreten, zahlreicher werden und zu knöchernen kegelförmigen Spitzen sich verwandeln. Diese Knochenspitzen sind nichts anderes als wirkliche Zähnchen, welche mit ihrer Basis auf der Schleimhaut festsitzen. Sie stehen anfangs zum Theil isolirt, dann vereinigen sie sich, indem sie an den Rändern ihrer Basis miteinander verschmelzen, und stellen endlich ein mit kegelförmigen Spitzen (Zähnchen) besetztes Knochenblättchen dar.

Solcher Knochenstückchen finden sich zuerst, und zwar ziemlich zu gleicher Zeit, vier an der Zahl vor. Zwei liegen unter der vorderen Abtheilung der Schädelbasis, wo sie vorn in der Gegend der oberen Zwischenkiefer etwas fester angefügt sind und nach hinten mit undeutlichem Rande nicht vollkommen die Ansatzgegend des ersten Visceralbogens erreichen. Jedes einzelne dieser Knochenblättchen hat einen äusseren, convexen und einen inneren, mehr geradlinigen Rand, welche beide nicht scharf abgegrenzt sind und vorn in eine Spitze zusammenlaufen. Die Spitzen der Knochenblättchen jederseits berühren sich, sonst liegt zwischen ihren geraden inneren Rändern ein kleiner Zwischenraum, durch welchen die Schädelbasis etwas hindurchschimmert. Die beiden anderen Knochenblättchen befinden sich da an der inneren Fläche des Viceralbogens, wo wir später die Meckel'schen Knorpel abgeschieden sehen. Sie sind von länglicher Form, gewölbt nach dem Theile, an welchem sie gelagert, und waren äusserlich ohne alle Präparation hinter dem Unterkieferstreifen als ein durchschimmernder weisser Bildungstheil sichtbar.

§. 70. Jetzt entwickeln sich ausserdem noch vier andere mit Zähnchen besetzte Knochenblättchen ganz auf dieselbe Weise, wie

die vier ersteren. Diese werden sogar mit Knorpelstückchen der Schleimmembran in Verbindung gesetzt.

Zwei von ihnen befinden sich wieder an der Schädelbasis und sind als eine Fortsetzung der vorhin beschriebenen anzusehen. Diese letzteren erweitern sich nämlich in ihrer ganzen Breite nach hinten und etwas nach aussen, indem sie sich von der Schädelbasis abwenden. Die vordere Partie ist mit Knochenspitzchen besetzt und ganz von demselben Verhalten, wie bei den vorliegenden Knochenblättchen. Nach hinten aber verlieren sich die Zähnchen allmählich ganz und wir haben nun jederseitig ein Knorpelblättchen, welches sich bei seiner Erweiterung nach hinten zugleich nach aussen und unten biegt. Mit seiner oberen Fläche legt sich dasselbe hinten an die innere Seite der obersten Knorpelpartie des ersten Visceralbogens (hier der Quadratbeinknorpel) an. Daselbst ist es etwas mehr befestigt, doch ohne die geringste Spur einer Gelenkbildung, sondern vielmehr mit dem äussersten, sehr dünn werdenden, hintersten Ende in die Schleimhaut der unteren Abtheilung von der Kopfvisceral-Röhre allmählich übergehend. Auf diese Weise besteht das obere zweite Knochenstück der Schleimhaut jederseits aus zwei hintereinander liegenden, continuirlich zusammenhängenden Abtheilungen: eine vordere, mit Zähnchen besetzte und eine hintere knorplig gewordene, in deren Innerem allerdings Knochenpünktchen (nicht Zähnchen) sichtbar sind, ohne dass jedoch die Biegsamkeit desselben dadurch beeinträchtigt wird. Das Ganze muss als eine Fortsetzung des vor ihm liegenden Knochenblättchens betrachtet werden. Sein vorderer Rand ist unmittelbar ganz einfach an dasselbe angefügt; der innere wiederum entsprechend geradlinig verlaufend und, wie das vorliegende, von dem Inneren der anderen Seite je weiter nach hinten um desto mehr abstehend; der äussere Rand dagegen ist nicht convex wie der vorstehende, sondern concav verlaufend, so zwar, dass beide Ränder zusammen die Form eines flach gekrümmten S bilden. Alle vier Stücke zusammen genommen, formiren das obere Zahngerüste der Schleimhaut.

Auf den unteren Abtheilungen der zweiten Visceralknorpel, woraus sich die Suspensoria des Zungenbeinkörpers abscheiden, entwickeln sich die beiden hinteren Knochenblättchen des unteren Zahngerüstes. Ihre Entstehung ist ganz dieselbe, wie die der Knochenblättchen an den Meckel'schen Knorpel. Sie sind auch, wie die letzteren, nach den entsprechenden Knorpel gewölbt, sitzen an den-

selben etwas fester auf und sind von länglicher Gestalt. Sowohl die vorderen als auch die hinteren Knochenblättchen richten sich in ihrem Verlaufe nach den sie stützenden Knorpeln der Visceralbogen. Daher die respectiven von beiden Seiten winklig zu einander geneigt sind, ohne sich gegenseitig zu erreichen. Zwischen den hinteren ist die Schleimhaut, wo sie auf dem Mittelstück des zweiten Visceralbogens liegt, gewöhnlich von derberer Consistenz; ja öfters sah ich ein wirkliches, sehr dünnes Knorpelblättchen entstehen, welches nach hinten mit concaven Seitenrändern ganz unmerklich in den übrigen Theil der Schleimmembran auslief. Es war, wenn ich es vorfand, durchaus sehr dünn und leicht zu übersehen. Auf diese Weise ist nun auch das untere Zahngerüste vollendet. Es besteht aus den beiden, am ersten und zweiten Visceralbogen gelegenen Knochenblättchen, welche mit Zähnchen versehen sind und aus der feinen Knorpellamelle, welche ich zuweilen zwischen den hinteren Knochenblättchen beobachtete.

§ 71. Man kann um die Zeit, wann sowohl das obere als das untere Zahngerüste vollendet dasteht, mit einiger Geschicklichkeit und mit der besonderen Rücksicht auf die übrige Schleimhaut das so gebaute Zahnskelet von den Wandungen der Visceralröhre lospräpariren, ohne auch nur im Geringsten die Gebilde der Rücken- und Visceralplatte im Wesentlichen zu beeinträchtigen.

Mit dem Verschwinden der äusseren Kiemen, bei der kräftigeren Ausbildung der Kieferapparate und während der Verknöcherung des Kopfwirbelskelets im Allgemeinen, verkümmern auch diese einzelnen Stücke des Zahnskelets. Die Zähnchen werden wieder weich, die Knorpel- und Knochenblättchen werden theilweise aufgesogen und bald ist bei dem ausgebildeten Triton von dem unteren Zahngerüste keine Spur mehr, von dem oberen nur rudimentäre Stücke (ossa palatina und pterygoidea) zu finden.

Ant. Dugès hat, wie schon erwähnt wurde, das obere Zahngerüste gekannt und gezeichnet. In seinem öfter schon genannten Werke rechnet er dasselbe zu seinem Appareil mandibulaire supérieure der Tritonlarve und versteht darunter den oberen Zwischenkiefer mit unserem oberen Zahngerüste, welches er insbesondere Appareil ptérygo-vomérien nennt. Auch ein kleines Knochenstückchen, die Anlage des Oberkiefers (Sus-maxillaire) scheint er mit in diesen Apparat hinein zu ziehen. Da in den Zeichnungen nichts von diesem letzteren angedeutet ist, so wissen wir nicht, was für ein Bildungs-

theil derselbe gewesen. Dugès verwandelt nun den genannten Apparat in die einzelnen, am entwickelten Triton gleich bezeichneten Knochen des Kopfes, bringt verkümmernde Gebilde des Schleimblattes und neu entstehende des Wirbelsystems zusammen und lässt so den jungen Triton eine Metamorphose vollenden, die derselbe, wie wir uns überzeugen werden, in der That nicht erleidet. Die Abweichungen unserer Beobachtungen sind so merkwürdig, dass von einer Einigung hier wieder nicht die Rede sein kann. Wir verweisen zur genaueren Kenntnissnahme seiner Ansichten auf das genannte Werk, wo im zweiten Theile, welcher von den Salamandern handelt, Cap. III. § 2. etc. dieselben niedergelegt sind.

§ 72. Wir haben unsere Untersuchungen über dieses fragliche Zahnskelet genau nach unserem besten Befunde angegeben. Wir ersehen aus denselben, dass dieses Zahnskelet aus der Schleimmembran sich entwickelt, dass es sich allerdings hie und da an die Gebilde der Visceral- und Rückenplatten anlegt und stützt (eine Erscheinung, welche bei den anliegenden Urmembranen des Embryo nichts Ungewöhnliches darbietet), dass es aber unbeschadet der Knorpel und Knochen des Kopfwirbelskelets frei und nur im Zusammenhange mit der übrigen Schleimhaut dargestellt werden kann; wir haben endlich beobachtet, dass dasselbe allmählich zum grössten Theile verschwinde, sobald das Kiefergerüst der Rücken- und Visceralplatte, der Ober- und Unterkieferapparat, mit Zähnen ausgerüstet dasteht. Fügen wir noch hinzu, dass wir in der bisherigen Entwicklung des jungen Triton an dem Kopf-Wirbel-System keine diesem Zahnskelet entsprechende Bildungs-Rudimente wahrnehmen konnten, dass auch späterhin im ausgebildeten Individuum mehrere von Ant. Dugès angegebene Knochen am Kopfe des Triton rechtmässig auf eine ganz andere Art entstehen, einige aber gar nicht vorhanden sind; so finden wir uns berechtigt anzunehmen, dass vorliegendes Skelet nichts anderes als ein stellvertretendes Eingeweide-Zahnskelet genannt werden kann. Die Natur hat diese mütterliche Fürsorge um so mehr nöthig, als die vollkommene Bildung der Ober- und Unterkieferapparate, der Träger für die ausgebildeten Verkleinerungsorgane, noch im weiten Felde liegen und die jungen Tritonen dessen ohnerachtet schon als Raubthiere sich zeigen, welche die kleinen Entomostraca und andere Wassergewürme, ja womöglich, sich selbst gegenseitig verzehren. Wir haben bei diesem so interessanten Gegenstande länger verweilt, weil wir anfangs bei der Be-

obachtung des oberen Zahngerüstes glaubten, dass wir die den höheren Wirbelthieren eigenthümliche, obere vordere Abtheilung des ersten Visceralbogens bei den Tritonen gänzlich übersehen hätten. Der Verlauf des oberen Zahngerüstes erschien so entsprechend dem Gaumenbeine und Os pterygoideum, die herrschenden Ansichten über die rechtmässige Existenz der genannten Knochen waren so mahnend, dass ich von Neuem die mühsamen Untersuchungen unternahm, um über einen so wichtigen Gegenstand ins Reine zu kommen«.

Weitere Ergänzungen zu diesem hier wörtlich mitgetheilten Kapitel giebt Reichert in den folgenden 50 Seiten seiner Abhandlung.

Namentlich führt er an, dass bei anderen Amphibien, wie Salamandrina attenuat., Caecilia, Proteus auch bei den entwickelten Thieren das obere Zahnskelet der Schleimhaut beinahe vollständig sich erhalte und auch das untere in einigen rudimentären Stücken bestehen bleibe. Das Resultat seiner Untersuchung hat Reichert in § 119 in folgenden Sätzen zusammengefasst.

Das Zahnskelet der Schleimhaut.

§ 119. Zur Assistenz des Kieferapparates der jungen Tritonen, welcher nur in dem oberen und unteren Zwischenkiefer besteht, entwickelt die Natur aus der Schleimhaut der Kopf-Visceralröhre jenes so höchst merkwürdige Zahnskelet. Es entsteht durch Anhäufung des Blastema in der Schleimmembran, welche zuerst weiss punktirt erscheint, dann Zähnchen ausbildet, endlich zu ganzen Knochenblättchen sich verwandelt, welche theils unmittelbar, theils durch platte Knorpel an das Wirbelskelet sich befestigen. Auf diese Weise erhalten wir ein oberes an der oberen und ein unteres an der unteren Visceralhöhlenwand befindliches Zahngerüste. Die beiden Knochenblättchen des oberen Zahngerüstes haben jederseits eine ungefähr S-förmige Gestalt und liegen im Allgemeinen an der vorderen Abtheilung der Schädelbasis. Vorn beginnen sie auf der Scheidungsgrenze der Schädel- und Gesichtsbasis, hinten befestigen sie sich durch ein zahnloses Knorpelblättchen an der inneren Fläche des Quadratbein-Knorpels. Während sie so vorn mit den respectiven der anderen Seite sich berühren, verlaufen die hinteren Enden beider divergirend. Das untere Zahngerüste besteht auf beiden Seiten aus zwei Knochenblättchen von länglicher Form. Sie befinden sich an der inneren Fläche der unteren Abtheilungen beider Visceralbogen,

liegen an denselben ziemlich fest an und erhalten dadurch auch eine convexe Wölbung. Die auf den unteren Abtheilungen des zweiten Visceralbogens ruhenden Knochenblättchen werden zuweilen durch ein glattes, knorpliges Mittelstück verbunden.

Wenn die oberen und unteren Kiefer sich vollständig ausbilden, wird dieses Zahnskelet der Schleimhaut grösstentheils aufgesogen. Das untere Gerüste verschwindet früher und ohne Spuren seines Daseins zurückzulassen. Das obere dagegen verkümmert später und erhält sich noch in rudimentären Stücken, welche während der Ossification an das Wirbelskelet sich sehr innig anlegen. Es trennt sich nämlich während des Verkümmerungsprocesses, indem die Quadratbeinknorpel zurückweichend sich an die äussere Fläche des Ohrlabyrinthes anlegen jederseits der vordere, mit Zähnchen besetzte Theil von dem hinteren zahnlosen, jetzt schon verknöcherten Knorpelblättchen. Der vordere Theil wird dann auf eine einfache Knochenreihe reduzirt, welche sich ziemlich fest an die Schädelbasis befestigt. Man hat sie für das fehlende Os palatinum der Tritonen gehalten. Das hintere, zahnlose Knochenblättchen liegt in dreieckiger Form an der inneren Fläche des Quadratbeines, nimmt in einer Rinne die häutig-fasrige Verbindung des Oberkieferbeines mit dem Quadratbein auf und ist unter dem Namen des eigentlich nicht vorhandenen Os pterygoideum bekannt«.

Bei einer Beurtheilung der hier mitgetheilten Reichert'schen Untersuchung müssen wir zwischen dem objectiven Befund und der Deutung desselben unterscheiden.

Was den objectiven Befund betrifft, so stellt Reichert im Grossen und Ganzen denselben ähnlich wie Dugès dar und ist in der Beziehung »von den merkwürdigen Abweichungen der Beobachtungen, welche eine Einigung nicht erlauben«, nichts wahrzunehmen. Im Einzelnen muss ich bemerken, dass Reichert irriger Weise auf dem Zungenbeinbogen ein Knochenblättchen mit Zähnen beschreibt, welches ich wie Dugès nicht beobachten kann. Dagegen lässt Reichert, worin ich ihm beistimme, das Operculare vollkommen resorbirt werden und unser Pterygoid aus dem hinteren Theil des oberen Zahngerüstes sich entwickeln. Auch erwähnt er, dass die Lostrennung desselben durch das seitliche Zurückweichen des Quadratknorpels befördert werde.

In der Deutung des objectiven Befundes weicht Rei-

chert von Dugès in hohem Grade ab. Unbekümmert um die Resultate der vergleichend anatomischen Forschung seiner Vorgänger stellt derselbe die Behauptung auf, dass Vomer, Palatinum und Pterygoid der Tritonen nicht Theile des Kopfskelets seien und erblickt er in ihnen eine besondere nur den Amphibien zukommende Einrichtung, ein »vicariirendes embryonales Zahnskelet«. Zum Kopfskelet rechnet Reichert diese Theile nicht, weil sie in der Schleimmembran sich entwickeln. Das Willkürliche in dieser Auffassung besteht nun darin, dass das Parasphenoid, das Maxillare und das Intermaxillare, Tympanicum, Dentale, Angulare insgesammt entweder in der Schleimmembran oder im Integument entstehen, Knochenstücke, welche Reichert kein Bedenken trägt, dem Kopfskelet zuzurechnen. Ausserdem hat Reichert vollkommen die Tragweite der vergleichend anatomischen Thatsachen verkannt, insofern dieselben Anknüfungspunkte zwischen dem Gaumenskelet der Amphibien und demjenigen der niederen und höheren Wirbelthiere darbieten.

Gegen die von Reichert vorgetragene Deutung des Zahnskelets der Tritonen hat schon Gegenbaur in seinen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule Protest erhoben, indem er die Anmerkung, über welche ich schon oben referirt habe, mit folgendem Satze schliesst: »Die Zahngruppen in der Mundschleimhaut der Larven von Salamandrinen sind ihrem Wesen nach definitive, dem Kopfskelet zugehörige Einrichtungen, was ich nur in der Kürze anderen Auffassungen gegenüber bemerken will« [1]).

---

1) Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862. S. 12. Anmerk.

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne der Anuren.

Hierzu Tafel V.

Von den im letzten Abschnitt mitgetheilten Befunden weicht die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne der Anuren in einer so auffallenden Weise ab, dass eine gemeinschaftliche Behandlung nicht möglich erschien und von ihr daher Abstand genommen werden musste. Während wir zum Beispiel bei den Urodelen einzelne Knochen wie Vomer, Palatinum und Operculare durch Verschmelzung der Zähne entstehen sehen, lässt sich dies bei den Anuren für keinen einzigen Knochen nachweisen. Hier entwickelt sich das gesammte Kopfskelet mehr in der Weise, wie sie für die höheren Wirbelthiere bekannt ist. Während ferner bei den Urodelen die Zähne früher als die meisten Knochen angelegt werden, tritt bei den Anuren die Zahnbildung im Gegentheil erst sehr spät auf, zu einer Zeit, wo das Skelet der Mundhöhle bereits in allen seinen Theilen fertig ist. Mit einem Wort: Wenn wir die Anuren getrennt untersuchen und aus dem Zusammenhang mit den übrigen Amphibien herausnehmen, so zeigt sich bei ihnen zwischen Zahnbildung und Knochenbildung nicht die geringste genetische Beziehung. Wie nun der Titel dieser Arbeit andeutet, soll die Entwicklung des Kopfskelets nur in so weit, als sie mit der Entwicklung des Zahnsystems in Verbindung steht, eine Berücksichtigung finden. Da eine solche Verbindung bei den Anuren aber fehlt, so kann es scheinen, als ob die Entwicklung ihres Mundhöhlenskelets in den Rahmen dieser Arbeit nicht mehr hineinpasst. Wenn ich trotzdem dieselbe im Folgenden schildere, so geschieht dies hauptsächlich, um zwischen den anscheinend so verschiedenen Verhältnissen der beiden Amphibiengruppen Anknüpfungspunkte zu gewinnen und auf Thatsachen gestützt, die Frage zu entscheiden, in wie weit die für das Vomer, Palatinum und Operculare der Urodelen aufgefundene Bildungsweise eine Verallgemeinerung zulässt. In dieser Beziehung ist auch die folgende Beschreibung ein nothwendiges Glied in der Reihe der Untersuchungen und der Schlussfolgerungen, welche sich aus denselben ziehen lassen.

Bei der Schilderung werde ich die Reihenfolge, in der die Gebilde auftreten, einhalten und daher zuerst die Entwicklung der Belegknochen und dann die Entwicklung des Zahnbesatzes derselben besprechen.

1. Entwicklung des Skelets der Mundhöhle[1]).

Ueber das Kopfskelet der Froschlarven und seine Entstehung besitzen wir ältere Untersuchungen von Dugès und Reichert und eine neuerdings erschienene Arbeit von Parker. Da letzterer bereits eine sehr eingehende und die Verhältnisse naturgetreu schildernde Darstellung gegeben hat, so werde ich mich in diesem Abschnitt kurz fassen können und mich besonders darauf beschränken, die Punkte in das rechte Licht zu setzen, in welchen die Anuren von den Urodelen sich unterscheiden und welche für die Beurtheilung dieser Verschiedenheiten von Belang sind.

Während bei den Urodelen die Skeletbildung sehr frühzeitig erfolgt, tritt sie bei den Anuren erst sehr spät auf. Bei ersteren finden wir die Anlage des Dentale, Angulare und Pterygopalatinum schon bei Embryonen in den Eihüllen vor, bei letzteren sind Hartgebilde an Larven, welche das Ei verlassen haben, noch nicht nachzuweisen und ist dies erst in einer späten Periode des Larvenlebens möglich. Dieser Umstand allein giebt uns indessen zur Beurtheilung der zeitlichen Verschiedenheit in dem Auftreten der Knochen bei den Urodelen- und bei den Batrachierlarven noch keinen richtigen Maassstab. Um einen solchen zu gewinnen, müssen wir den Grad der Ausbildung, welchen andere Körpertheile erlangt haben, in Betracht ziehen. Hierzu scheinen mir das Primordialcranium und das Geruchsorgan besonders geeignet zu sein und gebe ich daher von der Beschaffenheit derselben zur Zeit der Entwicklung des Mundhöhlenskelets eine kurze Schilderung.

Bei den Urodelen treten die ersten Knochen zu einer Zeit auf, wo eben erst die Sonderung in knorplige und weiche Theile am Schädel erfolgt ist. Die seitlichen Schädelbalken Rathke's haben sich mit ihren vorderen Enden noch nicht verbreitert und sind noch nicht zur Bildung des ethmoidalen Abschnittes des Knorpelcranium verschmolzen. Bei den Anuren dagegen besitzt das Pri-

---

1) Literatur.

Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges. Paris 1835.

Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg 1838.

Parker, On the structure and development of the skull of the common frog. Philosophical Transactions 1872.

mordialcranium, wenn der knöcherne Schädel sich anlegt, nahezu die ausgebildete Form und wird schon durch ausgedehnte und ziemlich mächtige Knorpelpartieen gebildet. So treffen wir in der Ethmoidalregion auf eine zusammenhängende Knorpelplatte, welche an ihren beiden Seitenrändern Einschnitte für die inneren Nasenmündungen trägt. Der häutige Boden der Orbita ist wie beim erwachsenen Thiere in einen knorpligen Rahmen eingespannt. Derselbe wird nach innen vom orbitalen Theil der Basis Cranii, nach vorn von der Cartilago palatina, welche seitlich von der Ethmoidalplatte entspringt, nach aussen und hinten von der Cartilago pterygoidea gebildet. Letztere nimmt von dem Quadratknorpel ihren Ursprung und ist mit ihrem vorderen Ende mit der Cartilago palatina verschmolzen. Der Quadratknorpel selbst reicht, wie bei den Larven der Salamandrinen und des Axolotl, in schräger Stellung sehr weit nach vorn: ein Verhalten, welches alle früheren Untersucher wie Dugès, Reichert, Parker schon besonders hervorgehoben haben. Da in Folge dessen die Articulationsfläche für den Unterkiefer sehr weit nach vorn am Cranium liegt, so ist selbstverständlich der Meckel'sche Knorpel relativ viel kürzer als beim erwachsenen Thiere.

Mit dem vorderen Abschnitt des Primordialcranium steht ein provisorischer Kauapparat, welcher den Larven der untersuchten Urodelen vollkommen fehlt, in Verbindung, und gedenke ich an dieser Stelle desselben, weil ich später bei Beurtheilung der Verschiedenheiten zwischen den genannten Familien der Amphibien auf ihn zurückkommen werde. Dieser provisorische Kauapparat wird aus zweierlei verschiedenen Bildungen, aus Hornplatten und aus einzelnen papillenähnlichen Zähnchen zusammengesetzt. Die Hornplatten findet man schon an sehr jungen Froschlarven am Unter- und am Oberkiefer als zwei braun gefärbte Stücke mit oberem scharfem schneidendem Rande. Jede derselben wird von zwei kleinen Knorpeln getragen, welche Dugès als Cartilages rostrales supérieurs und inférieurs zuerst beschrieben und abgebildet hat. Parker nennt sie obere und untere Labialknorpel (lower and upper labials). Gegenbaur erblickt in ihnen Theile des ursprünglichen Visceralskelets, welche bei den höheren Wirbelthieren vollkommen rückgebildet sind und vergleicht sie mit den Labialknorpeln der Selachier. Am Oberkiefer liegen sie dem vorderen Rand der seitlichen Schädelbalken Rathke's und nach deren Verschmelzung dem vorderen Rande des Ethmoidalknorpels auf,

am Unterkiefer liegen sie vor dem Meckel'schen Knorpel. Die weiteren Bestandtheile des provisorischen Kauapparats, die Hornzähne, liegen in drei hintereinander stehenden Reihen nach aussen von den Hornplatten an dem oberen und dem unteren Rand der Mundöffnung. Die Hornplatten sowohl als die Hornzähne werden von Epidermiszellen gebildet. Sie sind einfache Cuticulargebilde, und besteht daher zwischen ihnen und den Dentinzähnen kein genetischer Zusammenhang, wenn sich auch eine gewisse äussere Aehnlichkeit zwischen den Hornzähnchen und den echten Zähnchen der Urodelenlarven nicht verkennen lässt, insofern jedes Hornzähnchen von einer Epidermiszelle, ähnlich wie ein junges Dentinzähnchen von einer Bindegewebszelle ausgeschieden wird. Dieser provisorische Kauapparat verkümmert mit der Vollendung der Larvenmetamorphose und der beginnenden Zahnentwicklung.

Ausser der Ausbildung des Primordialcranium giebt uns, wie ich oben schon erwähnt habe, auch die Beschaffenheit des Geruchsorgans Anhaltepunkte zur Beurtheilung der zeitlichen Verschiedenheit in der Entstehung des knöchernen Schädels der Urodelen und Anuren. Bei den Urodelen bildet das Geruchsorgan, wenn das Dentale und Angulare schon vorhanden sind, noch ein kleines Grübchen jederseits am oberen Mundhöhlenrand; bei den Anuren dagegen hat es schon mehr oder minder die definitive Gestaltung erlangt. Am Ethmoidalknorpel finden sich geräumige Nasenhöhlen und münden dieselben beim erwachsenen Thiere jederseits durch eine Oeffnung an der Decke der Ethmoidalregion in die Mundhöhle.

Die angeführten Thatsachen zeigen, dass zur Zeit, wo das Mundhöhlenskelet auftritt, der Ausbildungsgrad der Urodelenlarven im Ganzen weit weniger als bei den Anuren vorgeschritten ist. Bei jenen erfolgt mithin die Knochenbildung in der embryonalen Reihenfolge der Organe früher als bei diesen.

Die Deckknochen des Batrachierschädels, zu deren Entwicklung und ersten Lagerung ich jetzt übergehe, entstehen insgesammt auf die gleiche Weise. In einem sehr zellenreichen Gewebe entwickeln sie sich zwischen Epithel- und Primordialcranium von beiden durch eine mehr oder minder starke Gewebsschicht getrennt. In demselben findet man ausgezackte Balken und Nadeln einer verkalkten Substanz, welche zum Theil unter einander zusammenhängen und dadurch ein Netzwerk bilden. Den Knochennadeln sind Osteoblasten angeschmiegt und trifft man häufig Zellen ganz oder theilweise in

die osteoide Substanz eingeschlossen. Durch Zunahme der letzteren verschmelzen die einzelnen Bälkchen mehr und mehr mit einander und so entsteht eine zusammenhängende Knochenlamelle, in welcher Knochenkörperchen in nicht geringer Anzahl eingelagert sind.

Von allen Deckknochen der Mundhöhle entwickelt sich in der geschilderten Weise am frühesten das Parasphenoid. Man bemerkt es bei Larven, deren vorderes Beinpaar noch nicht hervorgesprosst ist, in der Mitte der Decke der Mundhöhle als ein dünnes langes Blättchen, welches sich leicht vom Primordialcranium ablösen lässt.

Dem Parasphenoid folgen in der Entwicklung das Intermaxillare und Maxillare, das Dentale uud Angulare. Sie erscheinen erst in einem späteren Stadium der Larvenmetamorphose, welche dadurch charakterisirt ist, dass an den Larven durch das Abwerfen der Epidermis die vorderen Beinpaare frei geworden sind. Auch der provisorische Kauapparat hat sich rückgebildet, indem die Hornkiefer und Hornzähne als Cuticulargebilde bei der Häutung mit abgestreift wurden. An Stelle der oberen und unteren Labialknorpel findet man fasriges Bindegewebe, in welches die Knorpel wahrscheinlich sich umgewandelt haben. Um diesen Zeitpunkt ungefähr können die genannten vier Knochen zum ersten Male mit Deutlichkeit wahrgenommen werden und zwar besitzen sie gleich anfänglich dieselbe Lagerung und eine ähnliche Form wie im ausgebildeten Zustand. Am Maxillare und Intermaxillare kann man schon früh die drei im anatomischen Theil beschriebenen Lamellen unterscheiden, den unter dem äusseren Integument liegenden Processus nasalis und die der Schleimhaut angehörigen Knochenlamellen, den Processus palatinus und dentalis.

Ein Operculare konnte ich an der Innenseite des Meckelschen Knorpels gleich den früheren Untersuchern zu keiner Zeit der Larvenentwicklung nachweisen. Dasselbe fehlt somit nicht allein dem ausgebildeten Thiere, sondern auch — und dies muss als wichtig für die Würdigung der hier geschilderten Verhältnisse besonders hervorgehoben werden — fehlt es den Larvenzuständen.

Zu dieser Zeit sind auch die ersten Spuren von den übrigen Knochen, vom Vomer, Palatinum und Pterygoid, als zerstreut im Gewebe liegende Knochenbälkchen aufzufinden; doch erkennt man dieselben mit Sicherheit erst auf einem folgenden Stadium, wenn der Schwanz sich rückbildet und die Larvenmetamorphose mithin vollendet ist. Auch diese Knochen nehmen von Anfang

gleich ihre definitive Lage und Gestalt mehr oder minder an. So treten zum Beispiel Palatinum und Pterygoid gleich als zwei getrennte Knochenstücke auf.

Alle Knochen der Mundhöhle sind bei den Larven der Anuren in ihrer embryonalen Entwicklung zahnlos. Sie gleichen hierin den Knochen aller höheren Wirbelthiere.

Die so angelegten Skelettheile erleiden weder in ihrer Form noch in ihrer Lagerung weiterhin eine eingreifende Metamorphose. Die einzige noch stattfindende Umgestaltung von Bedeutung, wenn wir vom allseitigen, gleichmässigen Wachsthum der Theile absehen, betrifft mehr das Primordialcranium und besteht in dem allmählich erfolgenden Zurückwandern des Quadratknorpels und der damit zusammenhängenden Vergrösserung des Meckel'schen Knorpels. Hierdurch rückt auch die vordere Spitze des Pterygoids etwas weiter nach aussen. Mit dem Zurückwandern des Quadratknorpels erfolgt gleichzeitig die Rückbildung des Kiemenapparates, eine Veränderung, deren Bedeutung für die Verlagerung des Quadratknorpels schon im vergleichend anatomischen Theil hervorgehoben worden ist.

2. Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren.

Ueber die Entwicklung der ersten Zähne der Anuren besitzen wir nur eine kurze Mittheilung von Sirena[1]). Derselbe hat in seiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung der Zähne bei den Amphibien auch Froschlarven untersucht und an Zerzupfungspräparaten gefunden, dass vom Epithel aus Schmelzkeime und von diesen wieder Schmelzorgane sich entwickeln. Die in Bildung begriffenen Zähne sollen weiterhin in Zahnsäckchen eingeschlossen werden.

Die ersten Anfänge der Zahnentwicklung beobachtete ich an Pelobateslarven mit vier Beinpaaren, deren Hornkiefer abgeworfen waren, deren Schwanz dagegen noch vollkommen erhalten war. Die später zahntragenden Knochen, Vomer, Maxillare und Intermaxillare waren bereits in allen ihren Theilen angelegt. Hier fand ich auf einer Reihe von Schnitten, dem inneren Rand der Kieferknochen und des Vomer parallel gelagert, eine Zellenwucherung, welche vom Mundhöhlenepithel aus eine kleine Strecke weit in das unterliegende, die genannten Knochen überziehende Bindegewebe hineindrang. Aus dem Umstand, dass man auf jedem Schnitte diese Wucherung an-

1) S. Sirena: Ueber den Bau und die Entwicklung der Zähne etc. Verhandlungen der Physic. med. Gesellschaft in Würzburg. 1871. S. 139.

trifft, folgt, dass sie die Form einer Leiste besitzt, und nicht aus einzelnen Zapfen gebildet wird. An dieser entstehen die Anlagen der primären Zähne, indem durch eine Wucherung von Bindegewebszellen an ihrer Kante eine aus Zellen ohne Zwischensubstanz zusammengesetzte Papille, der Dentinkeim, sich bildet. Derselbe dringt in die Epithelmasse der Ersatzleiste hinein, welche einen kappenartigen Ueberzug über ihn bildet. Die der Papille unmittelbar aufliegenden Epithelzellen vergrössern sich, werden cylinderförmig und bilden eine Schmelzmembran, welche am Grund der Papille in die äusserste cubische Zellenschicht der Ersatzleiste sich continuirlich verfolgen lässt. Papille und Schmelzmembran werden durch ein zartes Häutchen, die Basalmembran, von einander geschieden. Ueber der Schmelzmembran liegen mehrere Lagen dünner plattgedrückter Epithelzellen, welche von den mittleren Zellen der Ersatzleiste abstammen (Taf. V Fig. 4).

Auf einem etwas älteren Stadium sieht man über der Papille ein dünnes Zahnscherbchen liegen, in welches die oberflächlichsten Zellen des Dentinkeims mit feinen Ausläufern eindringen. Das Scherbchen besteht, wie die nähere Untersuchung und Prüfung mit Salzsäure lehrt, aus Zahnbein und Schmelz. Das Zahnbein ist von der Papille, der Schmelz von der Schmelzmembran abgeschieden (Taf. V Fig. 6).

Während dieser Bildungsvorgänge hat die Zahnanlage ihren Platz verändert; sie hat sich nicht nur mit ihrer Basis von der Ersatzleiste abgeschnürt, wie ich dies bereits früher beim erwachsenen Thiere geschildert habe, sondern hat sich von derselben in der Richtung nach dem vorderen Rand der Kieferknochen weiter entfernt. Taf. V Fig. 6 veranschaulicht diesen Vorgang. Hier erblickt man über der Anlage des Maxillare eine Zellenwucherung E, die Ersatzleiste, und in einiger Entfernung von ihr ein junges Zahnspitzchen. Dasselbe ist eingehüllt in eine Epithelscheide, welche mit dem Schleimhautepithel zusammenhängt, und an der Verbindungsstelle eingeschnürt ist (Hals der Epithelscheide). Man könnte versucht sein, dies Bild so zu deuten, dass das junge Zähnchen nicht an der Ersatzleiste E, sondern an Ort und Stelle entstanden sei. Diese Deutung lässt sich bei näherer Prüfung nicht aufrecht erhalten. An den Schleimhautstellen nämlich, wo schon weiter ausgebildete Zähnchen liegen, erblickt man nie, auch nicht auf jüngeren Stadien, aus Zellen allein bestehende Anlagen, welche man auf einer Reihe von Schnitten doch auch erhalten müsste, wenn Anlagen an diesen Stel-

len sich entwickelten. Dieselben findet man vielmehr stets nur an der Kante der Ersatzleiste E. Es ist daher für diese Befunde allein die oben gegebene Erklärung zulässig, dass die Zahnanlagen bei ihrer Ausbildung eine Lageveränderung erleiden.

Während der Zahn sich vergrössert und weiter nach aussen rückt, entstehen neue Papillen an der Kante der Ersatzleiste, welche ihre Lage unverändert beibehält. Dieses Stadium ist auf Tafel V Fig. 5 von einer Pelobateslarve, deren Schwanz bis auf einen Stummel sich rückgebildet hat, dargestellt. Hier ist die vollständig entwickelte Zahnkrone fast bis zur Kante des Processus dentalis hingerückt und dadurch von ihrer Ursprungsstelle (E) durch einen beträchtlichen Zwischenraum entfernt.

Die Verwachsung der Zahnkrone mil der Knochenplatte tritt sehr spät ein und findet man sie erst bei älteren Fröschen, welche man im Herbst eingefangen hat, vollzogen. Hier hat sich an der Basis der Zahnkrone der Sockel entwickelt, durch welchen die Verbindung mit dem Processus dentalis und die Verschmelzung der Nachbarzähne unter einander hergestellt wird. Die so entstandene mit dem Knochen verschmolzene Zahnreihe ist gleich von Anfang an eine einfache, im Gegensatz zu der primären vielreihigen Bezahnung der Urodelen. Ueberhaupt gewährt das Gebiss der jungen Fröschchen einen gleichen Anblick wie beim erwachsenen Thiere. Die Zähnchen, welche der Grösse des Thieres entsprechend etwas kleiner sind, sind nach der Mundhöhle zu gekrümmt, die Spitze der Krone läuft in zwei Zinken aus, an der Innenwand des Sockels befindet sich eine grosse Oeffnung zum Eintritt der Zahnpulpa; in der Basis des Sockels und den verschmolzenen Seitenwänden zweier Nachbarzähne bemerkt man schon einzelne Knochenkörperchen.

Wenn man die hier mitgetheilten Thatsachen in ihrem Zusammenhang betrachtet, so erkennt man, dass die Entwicklung der ersten Zähne bei den Anuren im Allgemeinen derjenigen der Säugethiere gleicht. Wie dort entsteht zuerst am Kieferrand eine Epithelleiste (der sogenannte Schmelzkeim), unsere Ersatzleiste. An der Kante derselben bilden sich die Zahnanlagen. Während dieselben aber bei den Säugethieren sich vom Dentinkeim völlig abschnüren, indem sie vom Bindegewebe umwuchert werden (Zahnsäckchen, Schmelzorgan), schnüren sie sich bei den Anuren nur theilweise von der Ersatzleiste ab, indem eine relativ breite Epithelbrücke sich bei ihnen erhält.

Dritter Abschnitt.

Vergleichung der im ersten und zweiten Abschnitt erhaltenen Resultate und weitere Folgerungen.

Wie die in den beiden Abschnitten des entwicklungsgeschichtlichen Theiles angeführten Thatsachen gezeigt haben, unterscheiden sich in der embryonalen Entwicklung ihres Mundhöhlenskelets und ihrer Zähne die Urodelen von den Anuren in einem höchst auffallenden Grade. Die aufgefundenen Verschiedenheiten zeigen sich nicht nur in untergeordneten Einrichtungen, sondern in der Entwicklung von Organen, welche, wie das Kopfskelet, eine hohe morphologische Bedeutung besitzen. Sie betreffen sowohl die Zeit, in welcher das Mundhöhlenskelet und die Zähne entstehen, als auch besonders die Art und Weise ihrer Entstehung.

Die Differenz in der Zeit des embryonalen Auftretens der genannten Organe äussert sich in zweifacher Weise, einmal darin, dass bei den Anuren im Vergleich zu den Urodelen die Entwicklung der Zähne und des Skelets unverhältnissmässig spät erfolgt, und zweitens darin, dass bei ihnen die Reihenfolge, in welcher dieselben sich anlegen, eine veränderte ist. Bei den Urodelen entwickeln sich die Zähne und die Deckknochen der Mundhöhle noch in den Eihüllen, wenige Wochen nach der Befruchtung des Eies, zu einer Zeit, wo das Primordialcranium noch wenig vom umgebenden Gewebe gesondert ist und wo das Geruchsorgan als ein kleines Grübchen wahrzunehmen ist; bei den Anuren dagegen geschieht die Knochen- und Zahnbildung ziemlich spät während des Larvenlebens. Bei ihnen hat sowohl das Primordialcranium einen hohen Grad der Ausbildung erlangt, als auch ist bereits das Geruchsorgan mit seinen Nebenhöhlen vollständig angelegt. Während ferner bei den Urodelen die Zähne früher als ein Theil der Deckknochen der Mundhöhle, als Vomer, Palatinum und Operculare, als Pterygoid und Parasphenoid sich entwickeln, findet bei den Anuren die Zahnentwicklung weit später als die Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle Statt. Man beobachtet sie erst bei Larven, welche schon seit Monaten die Eihüllen verlassen haben. Bis zum Erscheinen der Zähne besitzen

die zahnlosen Froschlarven einen provisorischen Kauapparat (Hornkiefer und Hornzähne), welcher den Urodelen fehlt.

Mit der Verschiedenheit im embryonalen Auftreten der Organe hängt eine weitere Differenz, eine verschiedene Entwicklungsweise zusammen und zwar ist dieselbe vom vergleichend anatomischen Gesichtspunkt aus die bei Weitem wichtigste. Bei den Urodelen bilden sich Vomer, Palatinum und Operculare durch Verschmelzen von Zähnen; ihr Knochengewebe ist seiner Genese nach Zahncement. Ebenso lässt sich der Processus palatinus und Dentalis vom Maxillare, Intermaxillare und Dentale in seiner Entstehung aus einer Verschmelzung von Cement vielreihig und später einreihig stehender Zähne ableiten. Bei den Anuren dagegen entwickeln sich die genannten Knochentheile gleich den übrigen Deckknochen unabhängig von Zahnbildungen durch eine Verknöcherung von Bindegewebslagen. Bei den Urodelen bilden Palatinum und Pterygoid ursprünglich ein Knochenstück; ihre Trennung erfolgt im Laufe des Larvenlebens, und erfahren sie nach der Trennung eine beträchtliche Lageveränderung; bei den Anuren erscheinen beide von Anfang an als zwei getrennte Skelettheile und nehmen sie bei den Larven fast die gleiche Lage wie beim erwachsenen Frosche ein. Während ferner bei den Perennibranchiaten ein Operculare, welches auch späterhin noch nachweisbar ist, sich entwickelt und bei den Salamandrinen ein solches embryonal angelegt wird und während des Larvenlebens sich rückbildet, kömmt dasselbe bei den Anuren gar nicht zur Entwicklung.

Nicht minder wichtige Verschiedenheiten treten in der Beschaffenheit der ersten Bezahnung in den beiden Ordnungen der Amphibien hervor. Bei den Urodelen sind die primären Zähne einfach zugespitzte gradgestreckte Kegel, und bildet sich bei ihnen erst später die zweizinkige Zahnform aus, bei den Anuren enden die primären Zähne schon in zwei Endzinken. Während bei jenen die Zähne der Gaumenknochen und des Operculare in sehr zahlreichen Reihen, die Zähne der Kieferknochen in mehreren Reihen hintereinander stehen und sich erst allmählich aus der vielreihigen die einreihige Stellung beim erwachsenen Thiere entwickelt, stehen bei diesen die Zähne von Anfang an in einer einfachen Reihe. Dort ist die Verbindung der Zähne mit den Knochen eine primäre, hier ist sie eine secundäre.

Wie haben wir den hier zusammengestellten, zum Theil tief greifenden Verschiedenheiten gegenüber uns zu verhalten? Sollen

wir annehmen, dass der verschiedene ontogenetische Entwicklungsgang auch Ausdruck einer ursprünglich verschiedenen phylogenetischen Entwicklung ist, dass namentlich der Vomer und das Palatinum der Urodelen und die gleichnamigen Knochen der Anuren, da sie embryonal sich abweichend bilden, auch unabhängig von einander entstanden sind, dass sie einander nicht homolog, weil nicht von gemeinsamen Vorfahren ererbt sind, oder sollen wir uns für die einzige ausserdem noch existirende Möglichkeit entscheiden, dass in einer der beiden Ordnungen die embryonale Entwicklung eine nachträgliche Abänderung erfahren hat und daher nicht mehr der Ausdruck früherer Verhältnisse ist?

Zunächst müssen wir entschieden die Annahme von der Hand weisen, dass der verschiedene ontogenetische Entwicklungsgang auch Ausdruck einer ursprünglich verschiedenen phylogenetischen Entwicklung sei. Denn durch eine vergleichend anatomische Betrachtung lässt sich mit Sicherheit eine Homologie des Mundhöhlenskelets und der Zähne bei den Urodelen und Anuren begründen. So zeigt namentlich der Vomer durch seine Lage und durch seine Beziehung zur inneren Nasenöffnung, zu deren Begrenzung er theilweise beiträgt, eine auffallende Uebereinstimmung in beiden Ordnungen. Die vorhandenen Verschiedenheiten in der Bezahnung und in der Lagerung der Gaumenknochen lassen sich, wie ich im ersten Theil durchgeführt habe, durch Uebergangsformen mit einander verknüpfen und als später erfolgte Differenzirungen von einer gemeinsamen Stammform ableiten. Ebenso müssen wir trotz der verschiedenartigen embryonalen Entwicklung das Pterygoid und den Processus dentalis und palatinus der Kieferknochen aus vergleichend anatomischen Gründen für beide Ordnungen der Amphibien als homologe Theile erklären. Somit drängt uns Alles zur Annahme, dass ursprünglich bei den Urodelen und Anuren eine gleiche ontogenetische Entwicklung vorgelegen, dieselbe aber weiterhin in einer der beiden Ordnungen Abänderungen erfahren hat.

So entsteht die Frage, in welcher Amphibienordnung haben wir die ursprünglicheren Verhältnisse vor uns? Hier kann es zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass die Urodelen in ihrem gesammten anatomischen Bau uns mehr Anknüpfungspunkte als die Anuren an die tiefer stehenden Wirbelthierclassen bieten. Ich erinnere nur an die Persistenz der Kiemenathmung bei den Perennibranchiaten,

der Kiemenspalten bei den Derotremen, und an die Erhaltung des Ruderschwanzes, welcher den Anuren während ihrer Metamorphose verloren geht. Je niedriger aber ein Thier entwickelt ist, um so mehr spiegelt sich auch im Allgemeinen in seiner ontogenetischen Entwicklung die phylogenetische ab, ein Satz, dessen allgemeine Gültigkeit nicht anzuzweifeln ist.

Von diesem Standpunkt aus lässt es sich daher von vornherein erwarten, dass bei den Urodelen, als der tiefer stehenden Amphibienordnung, auch die Ontogenese am wenigsten abgeändert ist. Da indessen die Möglichkeit nie ausgeschlossen werden kann, dass ausnahmsweise ein einzelnes Organ in einer im Ganzen höher organisirten Thierclasse auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe als bei tiefer stehenden Classen sich erhält, so ist eine Prüfung im Einzelnen erforderlich, um mit Sicherheit zu entscheiden, wo die ursprünglicheren Verhältnisse gegeben sind. Eine solche Prüfung zeigt uns nun, dass in jedem Punkte die Entwicklung der Urodelen ein treueres Abbild der Phylogenese liefert, als die Entwicklung der Anuren, dass letztere im Vergleich zu ersterer eine stark abgeänderte ist. Wenn z. B. bei den Urodelen die Zähne früher als die Deckknochen der Mundhöhle, bei den Anuren aber später als jene angelegt werden, so müssen wir den ersten Fall als die normale Entwicklung betrachten, da die Zähne, wie die Beschaffenheit der Selachier lehrt, phylogenetisch ältere Organe als die Kopfknochen sind. Wenn ferner bei den Urodelen Palatinum und Pterygoid embryonal sich zuerst als ein Knochenstück anlegen und ihre Trennung erst im Laufe der Larvenmetamorphose erfolgt, bei den Anuren dagegen die beiden Knochenstücke gleich als zwei getrennte entstehen, so liegt es auf der Hand, dass die erstere Entstehung eine ursprünglichere sein muss. Denn dem secundären Zustand, wo ein getrenntes Palatinum und Pterygoid vorhanden sind, geht hier noch ein primärer Zustand voraus, welcher den Anuren fehlt. In ganz demselben Sinne erweisen sich aber auch, wie eine kurze Zusammenstellung zeigen wird, die meisten übrigen Verschiedenheiten bei den Anuren als secundär erworbene. Bei den Salamandrinen wird ein Operculare, welches bei den Perennibranchiaten ein bleibendes Skeletstück ist, embryonal angelegt und schwindet später, bei den Anuren gelangt es gar nicht zur Entwicklung; bei jenen liegen die Gaumenknochen zunächst in einem Bogen parallel den Kieferknochen und verschieben sich später, bei diesen nehmen sie gleich die definitive Lagerung, wie beim ausge-

wachsenenen Thiere ein; hier sind die Zähne ursprünglich in mehreren Reihen angeordnet, und entwickelt sich erst allmählich aus der vielreihigen die einreihige Zahnstellung, dort sind die ersten Zähne gleich in einer einfachen Reihe auf dem Kieferrand und auf dem Vomer aufgepflanzt; hier laufen die Larvenzähne in eine einfache Spitze aus und entsteht erst aus der einzinkigen weiterhin die zweizinkige Form, dort tritt gleich am Anfang die zweizinkige Zahnform auf. In allen diesen Fällen geht bei den Urodelen in der Entwicklung dem späteren noch ein früherer Zustand voraus, welcher bei den Anuren ausfällt. Mithin ist ihre Entwicklung in allen angeführten Fällen die ursprüngliche, diejenige der Anuren die abgeänderte.

Was endlich die so verschiedenartige Bildungsweise vom Vomer und Palatinum etc. in den beiden Amphibienordnungen anbetrifft, so müssen wir auch hier bei den Urodelen das ursprüngliche Verhalten suchen. Denn hier knüpft die Entstehung der genannten Knochen an ein schon gegebenes älteres Organ, an die Zähne an, bei den Anuren dagegen entwickeln sie sich als etwas ganz Neues ohne Zusammenhang mit früheren Einrichtungen, so dass uns ihre Entstehung und ihre Herkunft unverständlich und räthselhaft erscheinen muss.

Nachdem ich so nachgewiesen habe, in welcher Amphibienordnung die Entwicklung des Mundhöhlenskelets und der Zähne am wenigsten abgeändert ist, gilt es, eine Erklärung für die abweichenden Bildungsvorgänge bei den Anuren aufzufinden.

Der Satz, dass die Ontogenese eine Recapitulation der Phylogenese ist, erfährt in Wirklichkeit vielfache Einschränkungen. Denn überall bemerken wir, dass die Recapitulation keine vollständige, sondern eine ungemein lückenhafte ist, indem viele Entwicklungsstufen aus der Stammesgeschichte in der Ontogenese allmählich ganz ausfallen und übersprungen werden. Dies ist im Allgemeinen um so mehr der Fall, je höher organisirt eine Thierspecies ist, indem bei derselben die einzelnen Organe einen immer directeren Entwicklungsweg einschlagen. In dieser Weise erklärt sich die grösste Anzahl der bei der Entwicklung der Anuren beobachteten Verschiedenheiten. Bei ihnen sind die primären Zustände der Urodelen, (das Entstehen des Operculare, das Pterygopalatinum, die bogenförmige Lage der Gaumenknochen, die vielreihige Stellung der Zähne etc.) ausgefallen, und erreichen die genannten Theile auf einem directeren Weg den definitiven Zustand.

Eine eingehendere Erklärung verlangt die in beiden Amphibienordnungen so durchaus verschiedenartige Entstehung des Vomer und Palatinum und die bei den Anuren relativ so spät erfolgende Entwicklung der Zähne. Da beide Verhältnisse in einem innigen Zusammenhang mit einander stehen, so werde ich sie auch gemeinschaftlich zu erklären versuchen.

Einen Anknüpfungspunkt zur Erklärung bieten die Urodelen, welche ja auch hier den ursprünglichen Zustand aufweisen, in den Veränderungen, welche im Laufe der Larvenmetamorphose am Vomer und Palatinum vor sich gehen. Ich habe bereits im ersten Abschnitt des entwicklungsgeschichtlichen Theiles geschildert, wie sich an den zahntragenden Gaumenknochen allmählich ein Gegensatz zwischen dem Cement und den übrigen Zahngeweben herausbildet. Während ursprünglich beide gleichmässig beim Zahnwechsel resorbirt werden, bleibt weiterhin das Cement zum Theil erhalten, indem von den Zähnen nur das Zahnbein und der Schmelz vollständig sich auflösen. Das Cement wächst selbständig weiter und vergrössert sich; so entsteht aus dem Zahnknochen ein Skeletknochen, *eine durch die Zahnbildung phylogenetisch veranlasste, aber später von ihr unabhängig gewordene Bildung*. Wenn so zwei ursprünglich innig zusammengehörige Theile eines Organes durch Differenzirung eine Selbständigkeit allmählich erlangt haben, dann ist auch die Möglichkeit gegeben, dass, während der eine Theil sich ganz rückbildet, der andere erhalten bleibt.

Wenn man diese Folgerungen annimmt, so erklärt sich die abweichende Entstehungsweise der Knochen bei den Anuren in einfacher Weise. *Bei ihnen haben sich die primären Zahnanlagen rückgebildet, die durch letztere im unterliegenden Schleimhautgewebe auf einem früheren phylogenetischen Stadium veranlasste Knochenbildung tritt aber trotzdem ein, da Zahn- und Knochenbildung eine divergente Entwicklungsrichtung bereits eingeschlagen hatten und letztere daher in die Rückbildung der ersteren nicht mit hineingezogen werden konnte. Die Knochenbildung war im Schleimhautgewebe gewissermaassen stabil geworden, als die Rückbildung der Zahnanlagen in der Larvenentwicklung erfolgte.*

Ausser den bereits angeführten Gründen, welche sich auf Entwicklungsvorgänge bei den Urodelen stützen, lassen sich für

die gegebene Erklärung noch eine Reihe weiterer Beweise führen, indem wir die Annahme motiviren können, dass bei den Anuren die primären Zahngenerationen in der Entwicklung unterdrückt sind. Für diesen Vorgang spricht sowohl der Zeitpunkt, in welchem die ersten Zähne gebildet werden, als auch die Stellung und Form der erst gebildeten Zähne. Wenn bei den Urodelen die Zähne vor den Skeletknochen, bei den Anuren erst lange nach der Anlage des Mundhöhlenskelets zur Entwicklung gelangen, so kann diese Verschiedenheit wohl nicht anders als durch ein Ausfallen von primären Zahngenerationen gedeutet werden. Zu dem gleichen Schlusse führen uns die Thatsachen, dass die ersten Zähne der Frösche in einer einfachen Reihe angeordnet sind und in zwei Spitzen auslaufen. Denn wie wir durch vergleichend anatomische Betrachtung gefolgert haben, und wie die Entwicklung der Salamandrinen bestätigt hat, ist die Zahnstellung bei den Amphibien ursprünglich eine vielreihige und die ursprüngliche Zahnform ein grad-gestreckter Kegel mit einfacher Spitze; es müssen diese Stadien bei den Anuren mithin nicht mehr zur Entwicklung gelangen.

Zu Gunsten dieser Erklärung spricht ferner nicht wenig der Umstand, dass sich ursächliche Momente in der Entwicklung der Anuren nachweisen lassen, welche jene Veränderungen veranlasst haben können. Wie ein langes Eileben zu einer Abkürzung, so prädisponirt ein langes Larvenleben zu einer Fälschung der ontogenetischen Entwicklung. Auf die noch unausgebildeten Larven wirkt ja die Aussenwelt in gleichem, ja vielleicht in noch höherem Maasse als auf die erwachsenen Thiere umgestaltend ein. Hierdurch kann der directe Entwicklungsgang mannichfache Störungen erleiden, indem selbst neue Organe während des Larvenlebens sich bilden. Um so eher wird dieser Fall eintreten können, wenn zugleich auch die Lebensweise der Larven eine vom erwachsenen Thiere verschiedene ist, Verhältnisse, welche Fritz Müller[1]) in überzeugender Weise auseinandergesetzt hat. Bei den Anuren ist aber ihr Larvenleben ein relativ sehr langes, da sie weit früher und unfertiger als die Urodelen die Eihüllen abstreifen. Als Gewährsmann für diese Thatsache führe ich Reichert an, der in seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erklärt: »Kein Wirbelthier äussert sein freieres Auftreten durch Bewegungen so

---

1) **Fritz Müller.** Für Darwin. Leipzig 1864.

frühzeitig und bei so geringen Entwicklungen des ganzen Organismus als der Frosch. Kaum sind die ersten Visceralfortsätze vorhanden und die Wirbelabtheilungen des Rumpfes erkennbar, so verlassen seine Embryonen die Eihüllen, und von der schwarzen Umhüllungshaut geschützt, sitzen sie mit den Saugnäpfchen schaarenweise an den Grashalmen fest, nur dann und wann eine seitliche Bewegung vollziehend, bis etwas später erfolgreiche Schwimmbewegungen eintreten können [1]).

In engem Zusammenhang mit dem frühzeitigen Verlassen der Eihüllen und dem hierdurch herbeigeführten längeren Larvenleben hat sich nun bei den Batrachiern ein Organ entwickelt, in welchem sich die directe Ursache für die Rückbildung der ersten Zahngenerationen erblicken lässt. Dieses Organ sind die schon früher beschriebenen Hornkiefer und Hornzähne der Froschlarven. Im Vergleich zu den echten Dentinzähnen sind dieselben eine erst secundär erworbene Bildung. Sie sind ein provisorischer Kauapparat, welcher sich während des Larvenlebens entwickelt hat und auch ausschliesslich ein Larvenorgan bleibt, da er bei beginnender Metamorphose sich rückbildet. Dies lehrt die nur auf die Anuren beschränkte Verbreitung. Bei den das Ei sehr früh verlassenden Fröschen haben sich die Hornkiefer schon zu einer Zeit entwickelt, wo die Zähne überhaupt noch nicht angelegt werden konnten. Durch diesen provisorischen Kauapparat, welcher für das Larvenleben vielleicht sogar bessere Dienste als eine Zahnbewaffnung leistete, wurden die sich später entwickelnden Zähne ausser Function gesetzt und bildeten sich bei ihnen in gleicher Weise zurück, wie bei Siren lacertina die Kieferzähne völlig verschwunden sind, da Hornkiefer dauernd ihre Rolle eingenommen haben. Wenn nun bei älteren Larven der provisorische Kauapparat, wahrscheinlich in Folge veränderter Lebensweise, seine Bedeutung verliert und in Folge dessen rudimentär wird, fällt das Moment weg, welches die Zahnentwicklung bisher unterdrückt hat. Die jetzt zur Entwicklung gelangenden Zahnanlagen sind indessen nicht mehr die primären, sondern Ersatzzähne und zwar von jener Zahngeneration, welche dem erlangten Entwicklungsstadium des betreffenden Thieres entspricht.

Nach dieser Beweisführung glaube ich für die Entstehung des

---

1) Reichert, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. S. 80.

Vomer und Palatinum der Anuren Folgendes annehmen zu dürfen. Wie bei den übrigen Amphibien sind dieselben phylogenetisch durch eine Verschmelzung von Schleimhautzähnchen entstanden. Auf einem späteren Stadium reducirte sich der vielreihige Zahnbesatz in der früher durchgeführten Weise und bildete sich durch unvollständige Resorption des Cements und selbständige Weiterentwicklung desselben ein Skeletknochen mit einer einfachen Reihe von Zähnen. Auch in der Ontogenese der Anuren hat dieser Process sich einstmals wie noch jetzt bei den Urodelen abgespiegelt, späterhin aber hat er eine Abänderung erfahren, als bei den früh ausschlüpfenden Larven Hornkiefer noch vor dem Erscheinen der Zähne sich ausbildeten. Denn durch sie wurden die primären Zähne ausser Function gesetzt und rückgebildet. Von diesem Rückbildungsprocess wurde indessen die Knochenbildung nicht betroffen, da sie nach anderer Richtung dem Organismus von Nutzen war und da schon vorher Zahn und Knochen (ursprünglich zusammengehörige Theile) nach divergenten Richtungen sich entwickelt hatten, und die Verknöcherung im Schleimhautgewebe sich befestigt hatte.

An die hier durchgeführten Reflexionen, durch welche wir die abweichenden Verhältnisse bei den Anuren auf die Urodelen zurückzuführen im Stande sind, reihe ich eine kurze Betrachtung über die Stellung, welche die Ontogenie der Anuren zu der Phylogenie des Amphibienstammes einnimmt.

Für die Urodelen habe ich schon durch eine Vergleichung gezeigt, dass sich bei ihnen bis in Einzelheiten die gesetzmässige Parallele zwischen Ontogenie und Phylogenie nachweisen lässt. Die Metamorphosen, welche das Skelet der Mundhöhle und das Zahnsystem bei ihnen erleidet, können wir, um mit Fritz Müller zu reden, als ererbte bezeichnen, als solche, welche in der Phylogenese des Amphibienstammes ihre Begründung finden.

Bei den Anuren giebt uns indessen die ontogenetische Entwicklung nicht mehr ein getreues Abbild der phylogenetischen. Hier ist das Abbild bis zur Unkenntlichkeit verwischt. Diese Verunstaltung ist theilweise durch eine Fälschung, theilweise durch eine Abkürzung der Entwicklung hervorgerufen worden. Gefälscht ist die Entwicklung dadurch, dass die Larven während ihres freien Lebens im Kampfe um's Dasein ein provisorisches Larvenorgan, welches beim ausgebildeten Thiere nie in Function tritt, sich erworben haben, und dass durch die Erwerbung der Hornkiefer die ererbte

Zahnbildung in ihrer Entwicklung gehemmt und zurückgedrängt worden ist. Abgekürzt ist die Entwicklung, indem die Zahl und die Lage der einzelnen Knochen der Mundhöhle von Anfang an bei den Larven derjenigen des erwachsenen Thieres gleicht, alle jene Metamorphosen mithin wegfallen, welche ich für die Urodelen im III. Abschnitt geschildert habe. Die Metamorphosen der Anuren können wir im Gegensatz zu denjenigen der Urodelen, zum Theil als erworbene, (F. Müller) bezeichnen, indem sie nicht durch die Phylogenese, sondern durch äussere Einflüsse, welche auf die Larven eingewirkt haben, hervorgerufen sind.

So liefert uns die Genese der Zähne und des Mundhöhlenskelets der Anuren, verglichen mit der Genese der gleichen Theile bei den Urodelen ein treffendes Beispiel für die ontogenetische These, welche Fritz Müller[1]) in seiner ideenreichen Schrift: Für Darwin, aufgestellt und durch eine Anzahl von Beispielen illustrirt hat: »Die in der Entwicklungsgeschichte erhaltene geschichtliche Urkunde wird allmählich verwischt, indem die Entwicklung einen immer geraderen Weg vom Ei zum fertigen Thiere einschlägt, und sie wird häufig gefälscht durch den Kampf um's Dasein, den die freilebenden Larven zu bestehen haben[2]).«

Durch den Vergleich der Entwicklung der Anuren mit derjenigen der Urodelen sind wir zu der Annahme geführt worden, dass

1) Fritz Müller. Für Darwin. Leipzig 1864. S. 77.

2) Haeckel hat in seiner generellen Morphologie (B. II S. 300) die theils auf Abkürzung, theils auf Fälschung beruhende Verwischung der Parallele zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Entwicklnng in folgenden zwei Sätzen zusammengefasst:

Ontogenetische These 43. »Die vollständige und getreue Wiederholung der phylogenetischen durch die biontische Entwicklung wird verwischt und abgekürzt durch secundäre Zusammenziehung, indem die Ontogenese einen immer geraderen Weg einschlägt; daher ist die Wiederholung um so vollständiger, je länger die Reihe der successiv durchlaufenen Jugendzustände ist.«

Ontogenetische These 44. Die vollständige und getreue Wiederholung der phyletischen durch die biontische Entwicklung wird gefälscht und abgeändert durch secundäre Anpassung, indem sich das Bion während seiner individuellen Entwicklung neuen Verhältnissen anpasst; daher ist die

ein Knochen, welcher ursprünglich durch Verschmelzung von Zähnen entstanden ist, später unabhängig von denselben sich entwickeln kann. Durch diese Annahme ist uns die Möglichkeit gegeben, die Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle überhaupt von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beurtheilen. Die Deckknochen der Urodelen hatte ich nach der verschiedenen Weise ihrer Entstehung in drei Gruppen eingetheilt, erstens in Knochen, welche durch Verschmelzung von Zähnen entstehen (Vomer, Palatinum, Operculare), zweitens in Knochen, die nur theilweise so entstehen, zum Theil eine Integumentossification sind (Maxillare, Intermaxillare, Dentale), drittens in Knochen, die unabhängig von Zahnbildungen durch eine Sklerosirung und Verkalkung von Bindegewebslagen gebildet werden. (Pterygoid, Parasphenoid, Angulare.)

Im vergleichend anatomischen Theile wurden die Gründe angeführt, welche es wahrscheinlich machen, dass einst alle Deckknochen der Mundhöhle (Maxillare, Intermaxillare, Vomer, Palatinum, Pterygoid, Parasphenoid, Dentale, Operculare,) gleichmässig mit Zähnen besetzt waren. Wenn wir hiermit das für die Entstehung des Vomer und Palatinum der Frösche gewonnene Resultat verknüpfen, so gelangen wir durch Berücksichtigung dieser beiden Momente zum weiteren Schluss, dass ursprünglich auch das Pterygoid und Parasphenoid — mit einem Worte, alle Deckknochen der Mundhöhle der Amphibien — durch Verschmelzen von Zähnen sich gebildet haben, und dass ihre jetzt zu beobachtende Entwicklung in derselben Weise, wie die Entstehung vom Vomer und Palatinum bei den Anuren, zu beurtheilen ist. Die Schleimhautknochen der Amphibien lassen sich also von einer gemeinsamen Quelle, von Schleimhautzähnchen, ableiten, und diese bieten uns wieder an die Selachier Anknüpfungspunkte dar[1]).

Wiederholung um so getreuer, je gleichartiger die Existenzbedingungen sind, unter denen sich das Bion und seine Vorfahren entwickelt haben.«

1) Der Processus nasalis des Maxillare und Intermaxillare, sowie der den Unterkiefer einscheidende äussere Theil des Dentale und endlich das Angulare können nicht zu den Schleimhautossificationen gerechnet werden, da sie dem äusseren Integument angehören. Die Stellung des Angulare könnte seiner Lage nach zu Zweifeln Veranlassung geben. Da es aber in keiner Thierclasse zahntragend gefunden wird und da es am embryonalen Unterkiefer der Urodelen auch mehr an der unteren als an der

Zusammenfassung der im vergleichend anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Theil erhaltenen Resultate.

Im Laufe der Untersuchung, auf welche ich am Endziel angelangt noch einmal einen kurzen Rückblick werfe, sind wir mit verschiedenen Gruppen von Thatsachen bekannt geworden und haben durch Vergleichung derselben eine Anzahl Schlüsse gezogen; die einzelnen Schlüsse haben wir weiter mit einander verknüpft und auf diesem Wege endlich ein Gesammtresultat erhalten, welches uns die einzelnen Beobachtungen zu einem Bild zusammenzufassen erlaubt. Die Verschiedenheiten, welche wir an den lebenden Repräsentanten der Amphibien beobachtet haben, können wir jetzt aus einfacheren Verhältnissen als eingetretene Differenzirungen ableiten und zwar als Differenzirungen, welche in verschiedenem Grade und theils auch in verschiedener Weise bei den einzelnen Ordnungen sich vollzogen haben. Die Entwicklungsvorgänge und Metamorphosen des Zahnsystems und des Mundhöhlenskelets, welche sich Schritt für Schritt haben verfolgen lassen, können wir zum Theil als eine Wiederholung der Stammesentwicklung erklären, zum Theil als Abänderungen deuten, welche im Kampfe um's Dasein, den auch die Larven zu bestehen haben, eingetreten sind.

Von dem so gewonnenen einheitlichen Gesichtspunkt aus stelle ich die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen, die Ergebnisse des vergleichend anatomischen und des entwicklungsgeschichtlichen Theiles, die hauptsächlichsten objectiven Befunde und die an sie angeknüpften Schlüsse, in kurzen Sätzen übersichtlich zusammen. Bei dieser Zusammenstellung will ich die Ergebnisse so anordnen, dass sie uns zugleich ein klares Bild entwerfen von der Art und Weise, wie die phylogenetische Entwicklung des Zahnsystems und des Mundhöhlenskelets im Amphibienstamme sich vollzogen hat und wie die einzelnen Stadien dieser Entwicklung in der Organisation der jetzt lebenden Repräsentanten im ausgebildeten Zustand und in ihrer ontogenetischen Entwicklung sich wiederspiegeln.

---

inneren Seite des Meckel'schen Knorpels liegt, glaube ich seinen Ursprung auf eine Integumentossification und seine spätere Lage auf eine erworbene Verlagerung zurückführen zu müssen. Ueber die Genese der Integumentossificationen soll im allgemeinen Theile gehandelt werden.

I. Ergebnisse über den Bau und die Entwicklung des Zahnsystems der Amphibien.

a) Phylogenetischer Ursprung und Vertheilung der Zähne.

1. Die Zähne der Amphibien sind phylogenetisch ältere Bildungen als das knöcherne Cranium, besonders aber als die Deckknochen der Mundhöhle; das heisst: zur Zeit, als die Zahnbildung im Wirbelthierreich eintrat, existirten nur Wirbelthiere mit einem Primordialcranium.

2. Ein niedrig entwickeltes Amphibium, welches uns dieses alte Entwicklungsstadium des Stammes noch jetzt dauernd erhalten zeigt, besteht nicht mehr.

3. In der Ontogenese der Urodelen hat sich dieses Stadium vorübergehend erhalten, da bei ihnen die Zahnanlagen früher gebildet werden, als die Knochen der Mundhöhle. In der Ontogenese der Anuren ist dagegen dieses Stadium ausgefallen, da bei ihnen die Zähne später als das knöcherne Cranium sich entwickeln.

4. Das ontogenetisch späte Erscheinen der Zähne bei den Anuren lässt sich aus einer Fälschung der Entwicklung und zwar aus einer Rückbildung der primären Zahngenerationen erklären, welche dadurch herbeigeführt worden ist, dass bei den freilebenden Larven ein provisorischer Kauapparat (Hornkiefer und Hornzähne) in Anpassung an veränderte Existenzbedingungen entstanden ist und die Bildung der wahren Zähne unterdrückt hat. Hierdurch ist die Zahnentwicklung in ein späteres Stadium der Larvenentwicklung (Rückbildung der Hornkiefer) verlegt worden.

5. Die Dentinzähne der Amphibien sind ursprünglich über die gesammte Mund- und Kiemenhöhle gleichmässig verbreitet gewesen.

6. Im Laufe der Stammesentwicklung ist in der Verbreitung der ursprünglich über die Schleimhaut gleichmässig vertheilten Zähnchen eine Differenzirung eingetreten und zwar noch vor der Entwicklung des Mundhöhlenskelets. Während auf einzelnen Strecken der Mundschleimhaut die Zähnchen sich rückgebildet haben, haben sie sich auf anderen Strecken zu voluminöseren Gebilden entwickelt und eine bestimmte regelmässige Lagerung eingenommen.

Die jetzt zahntragenden Strecken der Mundschleimhaut sind folgende: Zwei Streifen von Zähnen umgürten von unten her den Eingang der Mundöffnung, ein Streifen auf dem oberen Rand des

Meckel'schen Knorpels, ein anderer auf seiner inneren Fläche. Denselben entsprechen an der Decke der Mundhöhle zwei entsprechende Streifen von Zähnen, welche bogenförmig angeordnet dicht hintereinander liegen, ein äusserer Bogen von Kieferzähnen und ein innerer Bogen von Gaumenzähnen. Ausserdem aber finden sich an der Decke der Mundhöhle noch regellos in Haufen dicht beisammenstehende Schleimhautzähnchen, welche den Raum nach innen und hinten von dem Gaumenzahnstreifen einnehmen (Sphenoidalzähne).

7. Die Ursache, durch welche auf einzelnen Strecken der Mundschleimhaut Zähne sich rückbilden, auf andern dagegen höher sich entwickeln, mit andern Worten, das der beschränkteren Localisirung der Zähne zu Grunde liegende ursächliche Moment ist in der ungleichen Lage der Zähne zu suchen. Denn nach der Lage wird sich mehr oder minder die Betheiligung der Zähne beim Nahrungserwerbe bestimmen. Es werden Zähne, welche an Skelettheilen (Meckel'scher Knorpel, Palatoquadratknorpel, Labialknorpel (?) etc.) bei ihrer Action eine Stütze finden, in wirksamerer Weise verwandt werden, als solche, welchen eine Stütze fehlt. Ferner werden die am Mundhöhleneingang gelegenen Zähne eine im Ganzen vortheilhaftere Lage zum Nahrungserwerb, als die weiter einwärts gelegenen besitzen. Die stärker gebrauchten Organe werden eine höhere Ausbildung erlangen, die in gleichem Maasse weniger in Action gesetzten Zähnchen werden sich rückbilden.

8. Die aus vergleichend anatomischen Gründen erschlossene Vertheilung der Zähne, wie sie auf einem frühen Stadium der Stammesentwicklung der Amphibien durch Differenzirung eingetreten ist, hat sich in der ontogenetischen Entwicklung der Urodelen (Salamandrinen- und Axolotllarven) zum Theil erhalten. Hier finden sich am Ober- und Unterkiefer je zwei einander parallele Zahnstreifen vor, nur die Sphenoidalzähne haben sich rückgebildet [1]).

b) Bau und Entwicklung der Zähne.

9. Die ursprüngliche Form der Amphibienzähne lässt zwei Theile unterscheiden, einen geradgestreckten Kegel, der in eine einfache scharfe Spitze ausläuft, und eine im Schleimhautgewebe hori-

---

1) Vielleicht liefert hierin die Ontogenese von Plethodon glutinosus ein noch treueres Abbild der Stammesentwicklung, da derselbe Sphenoidalzähne besitzt.

zontal liegende Cementplatte, welcher der Kegel (die Zahnkrone) aufsitzt. Diese Form zeigen uns noch jetzt annähernd die Zähne von Siren lacertina (?) und die Gaumen- und Opercularzähne von Axolotl. Auch ontogenetisch finden wir diese Zahnform in den primären Larvenzähnchen der Urodelen wieder.

10. Von der ursprünglichen Grundform sind die Zähne der jetzt lebenden Amphibien nur wenig abgewichen, wie sie überhaupt nach der Species sehr wenig variiren. Der Zahnkegel ist nach einwärts gekrümmt und endet in zwei Endzinken. An ihm unterscheidet man einen oberen aus Schmelz und Dentin und einen unteren aus Cement bestehenden Theil, eine Zahnkrone und einen Zahnsockel. Letzterer ist in Anpassung an eine besondere Befestigungsweise an seiner Basis schräg abgestutzt und besitzt an seiner Innenwand eine grosse Oeffnung, die Pulpaöffnung.

11. Die Zähne der Amphibien bestehen, wie überhaupt die Dentinzähne aller Wirbelthiere, histologisch aus drei Geweben, aus Zahnbein, Schmelz und Cement. Die Oberfläche des Schmelzes und des Dentins wird von einem sehr resistenten Häutchen überzogen, der Zahncuticula (Schmelzoberhäutchen genannt, soweit es den Schmelz überkleidet).

12. An der Bildung der Zähne der Amphibien, wie überhaupt aller Wirbelthiere, betheiligen sich sowohl Zellen des oberen als auch des mittleren Keimblattes. Erstere bilden eine Cylinderzellenschicht (Schmelzmembran), welche den Schmelz abscheidet, letztere eine zellige Papille, auf deren Oberfläche das Dentin abgeschieden wird (Odontoblastenschicht). Das Cement entsteht theils direct als Abscheidung einer zelligen Anlage (Cementmembran), theils durch Verknöcherung des den Zahn umgebenden Bindegewebes.

13. Ursprünglich haben sich die Zähne der Amphibien durch Verknöcherung freistehender Papillen der Schleimhaut entwickelt, wie dies bei den Placoidschuppen der Selachier (homologen Bildungen) noch jetzt der Fall ist. Die Einsenkung der Zahnanlagen in die Tiefe der Schleimhaut ist ein erst später erworbener Entwicklungsmodus.

14. Mit der Differenzirung in der Vertheilung der Zähne, der theilweisen Reduction derselben auf einzelne Streifen von Zähnen, hängt die Entwicklung eines besonderen zahnbildenden Organes, der Ersatzleiste, zusammen. Dieselbe ist ein lamellenartig in die Tiefe gewucherter Theil des Mundhöhlenepithels, von welchem allein die Bildung neuer Zähne ausgeht. Da sich vier Zahnstreifen am Ein-

gang der Mundhöhle vorfinden, entwickeln sich dem entsprechend auch vier Ersatzleisten, je eine zur Bildung der Zähne des Oberkiefer-, des Gaumen-, des Unterkiefer- und des Opercularzahnstreifens [1]).

15. Der Ersatz der Zähne ist bei den Amphibien ein unbeschränkter.

16. Die Zahnresorption wird gleich der Knochenresorption durch vielkernige Zellen, durch Ostoklasten, vermittelt. Hierbei ist eine mechanische Einwirkung des sich entwickelnden auf den functionirenden Zahn, durch welche dessen Resorption herbeigeführt werden könnte, nicht wahrzunehmen.

17. Die rasch eintretende Zahnresorption und die so häufig erfolgende Neubildung von Zähnen, mit einem Wort, der unbeschränkte Zahnwechsel der Amphibien ist aus früheren Verhältnissen zu erklären, wo die Zähne locker in der Schleimhaut festsassen und daher rascher sich beim Nahrungserwerbe abnutzten. Der unbeschränkte Zahnwechsel ist daher eine ererbte Einrichtung.

II. Ergebnisse über das Mundhöhlenskelet der Amphibien.

a) Phylogenetische und ontogenetische Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle.

18. Das Skelet der Mundhöhle der Amphibien ist ursprünglich ein Zahnskelet. Als solches ist es aus einzelnen Zahnplatten zusammengesetzt, welche phylogenetisch durch Verschmelzung von Schleimhautzähnchen mit ihren Cementtheilen (Basalplatten) entstanden sind. Aus verschmolzenen Sphenoidalzähnen ist das unpaare Parasphenoid an der Decke der Mundhöhle herzuleiten. Aus dem Streifen der Gaumenzähne haben sich jederseits zwei Knochenstücke entwickelt, ein Vomer und ein rückwärts bis zum Quadratknorpel reichendes Pterygopalatinum. Der Streifen der Opercularzähne am Unterkiefer hat jederseits einem Operculare Entstehung gegeben. Aus dem Streifen der Ober- und Unterkieferzähne haben sich nur Theile von Skeletstücken entwickelt, indem hier die Ossificationen der Mundhöhle mit Integumentknochen zur Bildung des Maxillare, Intermaxillare und Dentale verschmolzen sind.

---

1) Ueber die Entstehung der Ersatzleiste siehe Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. S. 386.

19. Die Entstehung von Zahnplatten durch Verschmelzung von Schleimhautzähnchen lässt sich aus einer Volumszunahme der letzteren erklären. Diese aber lässt sich auf den stärkeren Gebrauch der Zähne beim Nahrungserwerb zurückführen. Das Zahnskelet wird um so eher sich erhalten und befestigt haben, als untereinander zu Platten verbundene Zähnchen bessere Werkzeuge zur Nahrungszerkleinerung abgeben, als locker in der Schleimhaut befestigte isolirte Zähnchen.

20. Das ursprüngliche Zahnskelet unterliegt denselben Veränderungen durch Wachsthum und Resorption, wie die Zahnstreifen, aus denen es entstanden ist. Das Wachsthum erfolgt an der Innenseite der Zahnplatten durch Anfügung neuer Zähne, welche an der Ersatzleiste entstanden sind. An der Aussenseite werden die ältesten Theile der Zahnplatten durch Ostoklasten resorbirt. Die Zahnplatten vollziehen somit in toto dieselbe Lageveränderung, welche früher die einzelnen Zähne erlitten, indem sie an der Ersatzleiste entstanden allmählich weiter nach auswärts gerückt sind.

21. Die Entstehung einzelner Knochen durch Verschmelzung von Zähnen lässt sich ontogenetisch in der Entstehung von Vomer, Palatinum und Operculare, sowie d e r Theile des Maxillare, Intermaxillare und Dentale, welche der Mundhöhle angehören, bei den Larven der Urodelen nachweisen. Die genannten Knochen sind eine Zeit lang Zahnplatten, welche an ihrer Innenseite wachsen, an der Aussenseite dagegen resorbirt werden.

22. Auf einem späteren Stadium der phylogenetischen Entwicklung haben sich die Zahnplatten in zahntragende Knochenplatten umgewandelt dadurch, dass am äusseren Rande die daselbst stattfindenden Resorptionsvorgänge nur die Zahnkegel betroffen, Cementgewebe aber übrig gelassen haben, welches unabhängig von der Zahnbildung weiter wächst und sich vergrössert, mithin eine selbständige Entwicklungsrichtung einschlägt. Aus einer ursprünglich einheitlichen Bildung sind so durch Differenzirung zwei Bildungen, Zahn und Knochen, entstanden.

23. Im weiteren Verlauf der Stammesentwicklung erleidet die eine dieser zwei Bildungen, die Zähne, vielfach eine vollständige Rückbildung und entsteht hierdurch ein einfacher Skeletknochen ohne Zahnbesatz.

24. Der Process, durch welchen phylogenetisch Knochengewebe entstanden ist, (unvollständige Resorption des Cements und Weiter-

entwicklung desselben) vollzieht sich noch jetzt in der embryonalen Entwicklung des Vomer und Palatinum der Urodelen, indem hier während des Larvenlebens Zahnplatten in Knochen mit einem einreihigen Zahnbesatz sich umwandeln.

25. Der Entstehungsprocess der Skeletknochen (Verschmelzen von Zähnen, unvollständige Resorption des Cements, später erfolgende Rückbildung der Zähne) ist in vielen Fällen ontogenetisch abgekürzt, indem die Zähne überhaupt gar nicht zur Entwicklung gelangen und nur die Verknöcherung im Schleimhautgewebe eintritt. Dies ist der Fall bei dem Parasphenoid und Pterygoid der Urodelen und bei allen Deckknochen der Anuren.

26. Mit Knochen, deren embryonale Entwicklung abgekürzt ist, können weiterhin noch Zähne in Verbindung treten, wie dies beim Vomer, Maxillare und Intermaxillare der Anuren der Fall ist.

27. Die embryonal getrennte Entstehung von Zähnen und Knochen erklärt sich aus unvollständiger Rückbildung der Bezahnung der Art, dass die frühesten Zahngenerationen ausfallen, die Ersatzzähne aber später noch zur Entwicklung gelangen. Bei den Anuren ist die Rückbildung der frühesten Zahngenerationen hauptsächlich durch die Entstehung eines provisorischen Larvenorgans, der Hornkiefer und Hornzähne, verursacht worden.

28. Das Ergebniss über die phylogenetische und über die ontogenetische Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle bei den Amphibien lässt sich kurz dahin zusammenfassen: Phylogenetisch sind alle Deckknochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Schleimhautzähnchen und durch Metamorphose der so gebildeten Zahnplatten entstanden, ontogenetisch dagegen entwickeln sie sich auf zweifache Weise, welche wir als primäre und secundäre unterscheiden wollen. Die primäre Entwicklung recapitulirt die phylogenetische, die andere ist durch Abkürzung aus ihr hervorgegangen und daher nicht mehr ein Abbild der Phylogenese. Im ersten Fall entstehen die Knochen embryonal durch Verschmelzen von Zähnchen, im zweiten Fall entstehen sie durch directe Verkalkung von Theilen der Schleimhaut. Bei den Urodelen werden in ihrer Ontogenese ein Theil der Deckknochen in primärer, ein anderer Theil in secundärer Weise gebildet; bei den Anuren dagegen werden alle Deckknochen secundär angelegt.

b) Ueber die primäre Zahl, Lage und Form der Deckknochen des Mundhöhlenskelets der Amphibien und die späterhin nach den einzelnen Ordnungen erfolgten Differenzirungen desselben.

1. Anzahl der Knochenstücke.

29. Ursprünglich besassen die Amphibien an der Decke der Mundhöhle vier paarige und einen unpaaren Deckknochen und zwar 1) jederseits zwei Oberkieferknochen: ein Maxillare und ein Intermaxillare; 2) jederseits zwei Gaumenknochen: ein Vomer und ein Pterygopalatinum; 3) einen unpaaren Knochen, das Parasphenoid. Der Unterkieferknorpel wurde von drei Belegknochen, einem Dentale, Operculare und Angulare eingescheidet.

30. Die ursprüngliche Anzahl der Knochen der Mundhöhle hat nach den einzelnen Amphibienarten Veränderungen erfahren, entweder durch eine erfolgte Trennung eines ursprünglich einfachen Knochenstückes, oder durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Knochenstücke oder durch totale Rückbildung eines Knochenstückes.

31. Durch Trennung eines ursprünglich einfachen Knochenstückes in zwei Theile ist bei den meisten jetzt lebenden Amphibienarten aus dem Pterygopalatinum ein Palatinum und ein Pterygoid entstanden und sind hierdurch aus den ursprünglichen zwei Paar Gaumenknochen drei Paar geworden. Nur Proteus und Menobranchus zeigen uns in dem Besitz eines einfachen Pterygopalatinum das phylogenetisch ursprüngliche Verhältniss dauernd erhalten. Dasselbe tritt auch vorübergehend in der Ontogenese der Urodelen zu Tage, deren Palatinum und Pterygoid aus einem embryonal einfach angelegten Knochenstück durch Trennung während des Larvenlebens sich bilden.

32. Durch Verschmelzung zweier Knochenstücke entsteht bei den Tritonen ein unpaares Intermaxillare, welches embryonal bei ihnen gleichfalls paarig angelegt ist. Ferner verschmelzen bei ihnen Vomer und Palatinum zu einem Vomeropalatinum. Der als Palatinum zu deutende Theil des Vomeropalatinum der Tritonen hat nach seiner Verbindung mit den übrigen Gaumenknochen drei Stadien durchlaufen, welche sich in der Entwicklungsgeschichte der Tritonen noch erkennen lassen. Im ersten Stadium bildet das Palatinum einen Theil des Pterygopalatinum; im zweiten Stadium ist es ein selbständiger Skeletknochen, der mittlere der Gaumenreihe, im

dritten Stadium hat es sich mit dem Vomer zum Vomeropalatinum verbunden.

33. Bei einigen Amphibienspecies ist dieser oder jener der aufgeführten Knochen durch Rückbildung verloren gegangen. Am häufigsten wird das Operculare hiervon betroffen. Dauernd besitzen dasselbe nur die niedrig stehenden Amphibien, wie Siren und Siredon. Bei den Salamandrinen (Triton, Salamandra) wird es embryonal zwar noch angelegt, bildet sich aber während der Larvenmetamorphose zurück. Bei den Anuren gelangt es überhaupt nicht mehr zur Entwicklung. Das Maxillare fehlt bei Proteus und Menobranchus, das Pterygoid bei Siren lacertina, das Palatinum bei Menopoma, Cryptobranchus und Plethodon.

2. Lage der Knochenstücke.

34. Ursprünglich sind die Belegknochen bei den Amphibien folgendermaassen gelagert. Die Oberkiefer- und die Gaumenknochen bilden zwei Bogen, die dicht hintereinander gelegen parallel verlaufen und den Eingang zur Mundhöhle begrenzen. Das letzte Knochenstück des Gaumenbogens reicht bis an den Quadratknorpel, welcher sehr schräg nach vorn gerichtet ist. Zum Theil innerhalb, zum Theil rückwärts vom Gaumenbogen liegt das unpaare Parasphenoid.

35. Die primäre Lagerungsweise hat sich bei den Perennibranchiaten (Siren, Axolotl) erhalten; bei den Urodelen tritt sie nur in der embryonalen Entwicklung vorübergehend hervor, und wird späterhin erheblich gestört, indem die Gaumenknochen tiefgreifende Verschiebungen erleiden; bei den Anuren endlich ist sie auch in ihrer Ontogenese nicht mehr nachweisbar, indem die Knochenstücke gleich ihre definitive Lage mehr oder minder einnehmen.

36. Die wichtigste und am meisten auffallende Verschiebung erfährt das Pterygoid, dessen vordere Spitze nach auswärts rückt.

37. Die bei den Salamandrinen und Anuren erfolgten Verschiebungen der Gaumenknochen stehen in ursächlichem Zusammenhang mit einer Reihe gleichzeitiger Veränderungen an andern Organen: mit der voluminöseren Gestaltung der Nasen- und der Augenhöhlen, mit der Rückbildung des Kiemenapparates und dem wahrscheinlich hierdurch bedingten Rückwärtswandern des Quadratknorpels.

3. Veränderung im Zahnbesatz der Knochen.

38. Bei einer frühen Stammform der Amphibien sind alle Deckknochen der Mundhöhle über und über mit kleinen Zähnchen dicht bedeckt gewesen. Ein vollständiger Zahnbesatz hat sich noch bei einigen wenigen Amphibien erhalten, auf dem Vomer und Palatinum von Siren, auf dem Parasphenoid von Plethodon glutinosus. Ontogenetisch wird dieses Stadium wiederholt in der Entwicklung der Urodelenlarven, deren Vomer, Palatinum und Operculare vollständig bezahnt sind.

39. Bei allen lebenden Repräsentanten des Amphibienstammes ist eine Reduction des Zahnbesatzes eingetreten und findet sich bei den meisten Species auf zahntragenden Knochen nur eine einfache Reihe von Zähnen vor. Eine Uebergangsstufe in der Art der Bezahnung zeigen die Gaumenknochen und das Operculare von Siredon, wo die Zähne in zwei alternirenden Reihen gestellt sind.

40. Die Rückbildung des Zahnbesatzes kann auf jedem Knochen eine vollständige werden, und ist dieselbe im Amphibienstamme auf einzelnen Knochen je nach ihrer Lage verschieden häufig eingetreten. Bei keinem Amphibium haben sich Pterygoidzähne, und nur in wenigen Fällen Sphenoidzähne (Plethodon glutinosus) erhalten.

41. Die Ursachen, durch welche die Reduction und die gänzliche Rückbildung der Zähne auf einzelnen Knochen herbeigeführt worden ist, sind dieselben, welche auch die Differenzirung des ursprünglich gleichmässigen Zahnbesatzes der Mundschleimhaut bewirkt haben, nämlich die verschiedene Betheiligung der Zähne beim Nahrungserwerb je nach ihrer verschiedenen Lage.

42. Durch die Reduction der vielreihigen in die einreihige Zahnstellung wird die Beschaffenheit der Knochenoberfläche verändert. Auf den Gaumenknochen von Siredon entsteht durch unvollständige Resorption des Cements der alternirend gestellten Zähne ein Knochenstreifen, welcher oft nur locker mit dem Skeletknochen zusammenhängt. Bei den einreihig gestellten Zähnen entwickelt sich eine regelmässig beschaffene Leiste, welche den Ersatzzähnen zur Befestigung dient. Die Leiste ist an den Kieferknochen mächtiger entwickelt und bildet den als Processus dentalis bezeichneten Theil. Wie der Processus palatinus des Maxillare und Intermaxillare durch Verschmelzung des Cements neben einander stehender Zähne,

ist der Processus dentalis durch Verschmelzung des Cements einreihig gestellter aufeinander sich folgender Zähne phylogenetisch gebildet.

Die durch vergleichend anatomische und durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erhaltenen und in den vorhergehenden Sätzen kurz zusammengestellten Resultate lassen sich zu dem Hauptergebniss zusammenfassen.

Das Mundhöhlenskelet der Amphibien ist aus Zahnbildungen durch Wirkung mechanischer Ursachen entstanden.

Allgemeiner Theil.

In dem speciellen Theil dieser Untersuchung habe ich einestheils eine möglichst objective Darstellung meiner Beobachtungen zu geben versucht, anderntheils habe ich in den Reflexionen, welche ich an die objectiven Befunde anknüpfte, mich soweit es zulässig war, allein auf das vorliegende Untersuchungsmaterial beschränkt und es vermieden, ähnliche Erscheinungen aus dem Wirbelthierstamme mit in den Kreis der Betrachtungen hineinzuziehen. Indessen sind durch diese Untersuchung einige Resultate erzielt worden, welche von allgemeinerer Bedeutung sind und dann erst im rechten Licht erscheinen, wenn wir sie nicht auf die Amphibien beschränken, sondern auf die Wirbelthiere überhaupt auszudehnen suchen. Dieser Umstand liess es mir nothwendig erscheinen, an den speciellen die Untersuchung umfassenden Theil noch einen allgemeinen Theil anzuknüpfen, in welchem das Verhältniss der von mir gewonnenen Resultate zu den herrschenden Anschauungen und zu den anderweit im Wirbelthierstamme bekannt gewordenen ähnlichen Thatsachen erörtert werden soll.

Das Neuerworbene mit dem überkommenen wissenschaftlichen Besitz in einen möglichst innigen Zusammenhang zu bringen, halte ich überhaupt mit für eine Hauptaufgabe einer jeden ausgedehnteren Untersuchung. In unserem wissenschaftlich so ungemein productiven Jahrhundert häufen sich die Einzeluntersuchungen bei der Leichtigkeit der Veröffentlichung in einem solchen Maasse an, dass es immer schwieriger wird, in der Summe der Beobachtungen und oft zusammenhangslosen Thatsachen den leitenden rothen Faden herauszufinden. Daher sollte man stets eine Erscheinung nicht für sich betrachten, sondern versuchen dieselbe verwandten Erscheinungen

anzureihen. Eine solche Betrachtungsweise scheint mir einen um so sicheren Erfolg zu versprechen, als ja naturgemäss durch jedes Neuerworbene auch manchem schon Bekanntem eine neue Seite sich abgewinnen, Manches auch besser und einfacher sich wird darstellen lassen.

In der vorliegenden Untersuchung ist es besonders ein Ergebniss, welches uns nicht befriedigen kann, wenn wir bei der Amphibienclasse stehen bleiben. Ich meine die für die Amphibien aufgefundene Genese des Mundhöhlenskelets, das Resultat, dass bei denselben alle Deckknochen der Mundhöhle auf Zahnbildungen zurückzuführen und aus einer eingetretenen Verschmelzung derselben ursprünglich entstanden sind. Hierbei wird sich einem jeden die Frage aufdrängen, ob in diesem Entwicklungsmodus eine auf die Amphibien beschränkte Erscheinung vorliegt, oder ob sich derselbe in dem Wirbelthierstamm noch anderweitig nachweisen lässt, mit andern Worten, ob überhaupt eine solche Genese allgemein für das Mundhöhlenskelet der Wirbelthiere aufgestellt werden kann.

Eine gründliche Beantwortung dieser Frage würde natürlich eine sehr ausgedehnte Untersuchung, welche alle Wirbelthierclassen umfasste, erfordern. Da ich dieselbe bis jetzt nicht habe vornehmen können, so muss ich mich darauf beschränken, die in der Literatur nach der Richtung bekannt gewordenen Thatsachen zusammenzustellen. Durch Verwerthung derselben und durch an sie angeknüpfte Schlussfolgerungen, hoffe ich, wird es mir auch jetzt schon gelingen, ein für die Wirbelthiere überhaupt gültiges allgemeines Resultat für den angeregten Gegenstand zu erzielen.

Noch eine Anzahl weiterer allgemeiner Fragen in Bezug auf die Entstehung des Kopfskeletes hängen mit dem aufgefundenen Entwicklungsmodus des Mundhöhlenskelets zusammen. Da dem Primordialcranium wie in der Mundhöhle so auch von aussen Deckknochen aufgelagert sind, so bleibt das Verhältniss, in welchem diese beiderlei Bildungen namentlich in ihrer phylogenetischen Entwicklung zu einander stehen, näher zu untersuchen. Es bleibt zu entscheiden, ob die Deckknochen, wie man bisher angenommen hat, in ihrer Gesammtheit von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus beurtheilt werden können, oder ob sie ihrer Genese nach nichts Gemeinsames darbieten. Daran schliesst sich weiterhin die Frage nach dem Verhältniss, in welchem die Deckknochen des Primordialcranium zu den enchondrostotischen Verknöcherungen desselben stehen, ob letztere, wie neuerdings Gegenbaur und Vrolik versucht haben,

von ersteren abzuleiten sind, oder ob dies nicht möglich ist, mithin jener Gegensatz in Wirklichkeit besteht, welchen Dugès, Jacobson, Kölliker aufgestellt und die meisten Forscher angenommen haben.

Der allgemeine Theil gliedert sich hiernach zunächst in folgende drei Abschnitte.

1) In welchem Verhältniss steht die Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien zur Genese des Mundhöhlenskelets der übrigen Wirbelthiere?

2) In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen der Mundhöhle zu den übrigen Deckknochen des Schädels (zu den Integumentossificationen)?

3) In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen zu den enchondrostotischen Verknöcherungen des Primordialcranium?

Hieran knüpfe ich noch einen vierten Abschnitt, in welchem ich die auf dem vorgezeichneten Wege gewonnenen Anschauungen in ihrer Stellung zur Wirbeltheorie des Schädels beleuchten und zum Schluss ein zusammenhängendes Bild von der Genese des Schädels entwerfen, kurz: eine Theorie des Schädels der Wirbelthiere geben will.

I. In welchem Verhältniss steht die Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien zur Genese des Mundhöhlenskelets der übrigen Wirbelthiere.

Um den in dieser Untersuchung erhaltenen Resultaten über die Genese der Schleimhautossificationen des Schädels eine weitere Fassung zu geben, ziehe ich das Mundhöhlenskelet der übrigen Wirbelthiere mit in den Kreis der Betrachtung und suche die Frage zu beantworten, in wie weit sich hier eine ähnliche Entstehung nachweisen lässt oder angenommen werden muss. Da die niederen Classen der Wirbelthiere (Teleostier, Dipneusten etc.) eine weit innigere Beziehung des Knochen- zum Zahnsystem darbieten, als die höheren Classen, die Amnioten, bei welchen beide Bildungen einander fremdartig zu sein scheinen, so werde ich beide für sich gesondert betrachten und mit den niederen Wirbelthieren, den Anamnia, beginnen, da bei ihnen voraussichtlich die ursprünglicheren Zustände zu finden sind.

a) Mundhöhlenskelet der Knorpelfische, der Dipneusten und der Knochenfische.

Wenn man in die Genese des Mundhöhlenskelets einen Einblick gewinnen will, kann man zwei Wege einschlagen, den vergleichend anatomischen und den entwicklungsgeschichtlichen.

Bei einer vergleichend anatomischen Behandlung sind, um die Deckknochen der Mundhöhle auf Zahnbildungen zurückführen zu können, hauptsächlich vier Punkte zu entscheiden. 1. Sind die Zähne bei den niederen Wirbelthieren phylogenetisch ältere Bildungen als die Schleimhautverknöcherungen? 2. Ist bei ihnen die Verbreitung der Zähne eine solche, dass aus ihrer Verschmelzung alle Knochen der Mundhöhle hervorgehen können? 3) Ist bei ihnen zwischen Zahn und Knochenbildung eine nähere Beziehung wahrzunehmen? 4. Lassen sich bei einzelnen Wirbelthieren Vorgänge nachweisen und Bildungen auffinden, wie wir sie bei der embryonalen Entstehung von Vomer und Palatinum der Urodelen kennen gelernt haben?

Die zunächst aufgeworfene Frage, ob die Zähne phylogenetisch ältere Bildungen als die Skeletknochen sind, bedarf gar keiner Discussion. Denn bei den Selachiern trägt bereits die gesammte Mundschleimhaut einen reich entwickelten Zahnbesatz. In ihren Schleimhautzähnchen, welche aus Schmelz, Dentin und Cement bestehen und namentlich in dem plattenartig in der Schleimhaut ausgebreiteten Cementtheil derselben ist uns das Baumaterial gegeben, aus welchem knöcherne Belegplatten für das knorplige Primordialcranium bei den Wirbelthieren mit knöchernem Schädel sich gebildet haben.

Was den zweiten Punkt, die Verbreitung der Zähne anbetrifft, so spricht dieselbe bei den fischartigen Wirbelthieren noch mehr als bei den Amphibien für die von mir aufgestellte Genese. Bei den Selachiern ist die ganze Mundschleimhaut bis zum Anfang des Oesophagus mit Zähnchen besetzt. An sie schliessen sich die Teleostier nahe an, deren Schlund- und Kiemenhöhle an jenen Stellen, wo Knochen in der Schleimhaut liegen, sehr reich bezahnt ist. Bei den Knochenfischen lässt sich kein einziger Deckknochen in der Mundhöhle namhaft machen, der nicht bei dieser oder jener Species Zähne trüge. So hat man Zähne auf dem Maxillare und Intermaxillare, auf dem Vomer, Palatinum, Pterygoid, auf dem Parasphenoid, auf dem Dentale und Operculare des Unterkiefers, auf dem Linguale, den Ossa pharyngea und den Kiemenbögen beobachtet. Es giebt

sogar Fische, bei welchen die genannten Knochen insgesammt und gleichzeitig eine reiche Zahnbewaffnung tragen, wie Sudis gigas, Engraulis etc. Im Vergleich zu den Selachiern haben sich allgemein bei den Teleostiern die Zähne auf den zwischen den Deckknochen gelegenen Schleimhautpartieen rückgebildet.

Zwischen dem Knochen- und Zahnsystem besteht in den niederen Wirbelthierclassen — dies ist der dritte Punkt der Beweisführung — noch ein weit innigerer Zusammenhang als bei den Amphibien. Während bei diesen die Zähne meist in einer Reihe angeordnet sind, ist bei jenen die ganze Knochenoberfläche in der Regel mit dicht gedrängt stehenden, verschieden geformten Zähnen bedeckt; die bei den Salamandrinen nur vorübergehend zu beobachtende vielreihige Zahnstellung (raspelike, Owen) tritt hier dauernd auf. Nicht minder zeigt sich bei den Knochenfischen auch in der Befestigung der Zähne ihre enge Beziehung zu den sie tragenden Skeletknochen. Wie bei den Amphibien sind die Zähne gewöhnlich mit dem Knochen verwachsen. Eine lockere Verbindung, sei es durch Ligamente oder durch Alveolenbildung findet sich nur ausnahmsweise.

Ich komme jetzt zur Untersuchung des vierten Punktes, welcher als der bei weitem wichtigste uns auch am längsten beschäftigen wird: Lassen sich bei einzelnen Wirbelthieren Vorgänge nachweisen und Bildungen auffinden, wie wir sie bei der embryonalen Entstehung vom Vomer und Palatinum der Urodelen kennen gelernt haben.

Die Vorgänge, welche bei den Urodelenlarven zur Entstehung von Knochen führen, sind Verschmelzungen von Zähnchen. Auf solchem Weg entstandene Gebilde finden sich nun, wie durch die Untersuchungen von Cuvier und Owen bekannt ist, bei den niederen Wirbelthieren ziemlich zahlreich vor, so bei einzelnen Rochenarten, bei Cestracion, bei Chimaera und Dipneusten, bei fossilen Fischen, bei Gymnodonten und Scaroiden. Da dieselben uns für Vorgänge, welche ich beim Larvenskelet der Urodelen geschildert habe, ein näheres Verständniss eröffnen, und da sie in der Richtung noch wenig gewürdigt sind, so theile ich die Befunde zunächst kurz mit, alsdann werde ich sie mit den Ergebnissen der Untersuchung der Urodelenlarven vergleichen und in ihrem Zusammenhang zu deuten versuchen.

Bei den Rochen ist am Zahnsystem im Vergleich zu den Haifischen eine Reihe von Veränderungen eingetreten, welche zur

Verschmelzung von Zähnen führen. Während bei den Haifischen mit Ausnahme der Cestracionten die Zähne meist in grösserer Entfernung von einander in der Mundschleimhaut stehen, sind dieselben, wie Owen[1]) beschreibt, bei den Rochen einander genähert, sie haben weniger Beweglichkeit und sind in einzelnen Fällen durch feine Nähte vereinigt, sodass sie eine Art von Mosaikpflaster auf dem Ober- und Unterkieferknorpel bilden. Bei den Adlerrochen ist am Ober- und Unterkieferknorpel sogar eine thatsächliche Verschmelzung einer grösseren Anzahl von Zähnen erfolgt und sind hierdurch mehrere grössere Zahnplatten entstanden. Jede dieser Platten ist zusammengesetzt aus einem Aggregat von dünnen, langen, gewöhnlich sechsseitigen prismatischen Zähnchen, welche vertical zur Kaufläche gestellt sind. Am Unter- und Oberkiefer liegen mehrere solcher langen Zahnplatten hinter einander (Vergleiche Owen Odontography Taf. 25. Fig. 1. Fig. 4). Während die vordersten Zahnplatten resorbirt werden, entstehen an der Innenseite der Kieferknorpel an einer Ersatzleiste zahlreiche kleine und dicht gedrängte Zahnpapillen, welche während des Verknöcherungsprocesses mit einander verschmelzen und der Art eine neue Zahnplatte zusammensetzen.

Aehnliche Verschmelzungen von Zähnchen zu grösseren „zusammengesetzten Zähnen" kommen auch bei den Cestracionten vor[2]).

In ganz besonderem Grade aber verdient das Gebiss der Chimaeren und der Dipneusten mit Rücksicht auf die Lehre von der Entstehung von Knochen aus verschmolzenen Zähnen eine eingehendere Betrachtung. Die Chimaeren[3]) besitzen ein knorpliges Cranium, mit welchem der Palatoquadratknorpel verschmolzen ist. Isolirte Schleimhautzähnchen fehlen; dagegen wird die Decke der Mundhöhle von 4 und der Unterkiefer von 2 grossen Platten bedeckt. Von den 4 oberen Platten liegt ein Paar nach vorn an der Mundöffnung, das andere schliesst sich nach hinten an das vordere an. Die hinteren Platten sind sechsmal so gross als die vorderen und stossen mit ihrem hinteren Ende an das Unterkiefergelenk.

---

1) Owen. Odontography S. 43. S. 46—49.

2) Owen. Odontography S. 49—64.

3) Cuvier. Le Règne animal. 1829 T. II. S. 381.
Owen. Odontography. S. 64—68.
Huxley. The elements of comparative anatomy S. 197.

Jede dieser Knochenplatten besteht aus einer Verschmelzung langer und einfach cylindrischer Zähne. Die Zerstörung, welcher diese Platten an ihrem äusseren vorderen Rande ausgesetzt sind, wird durch eine Neubildung von Zahnpapillen am inneren hintern Rande ausgeglichen. Cuvier und Huxley deuten die unteren Platten, weil sie unmittelbar unter dem Boden der Nasenkammern liegen, als zusammengesetzte Vomerzähne, die hinteren grösseren Stücke als Gaumen- oder Palatopterygoidzähne.

Die Dipneusten[1]), jene so interessante Uebergangsgruppe von den Fischen zu den Amphibien, besitzen in der Art ihrer Bezahnung mit den Chimaeren, in der Beschaffenheit ihres übrigen Mundhöhlenskelets mit den Amphibien viel Gemeinsames. Bei Lepidosiren und dem jüngst entdeckten Ceratodus ist das Primordialcranium noch sehr mächtig entwickelt. Wie bei den niedrigsten Amphibien ist der Quadratknorpel sehr schräg nach vorn gerichtet, so dass die Articulationsfläche für den Unterkiefer in die Mitte des Cranium zu liegen kömmt. An der Decke der Mundhöhle liegt in der Mitte dem Knorpel ein grosses Parasphenoid auf, welches keine Zähne trägt. Ein knöcherner Kieferbogen (Maxillare, Intermaxillare) fehlt; dagegen ist ein Gaumenbogen vorhanden, welcher dem vorderen Rand des Parasphenoids aufliegt und jederseits aus 2 Knochenstücken besteht. Das vordere ist eine kleine schneidende Zahnplatte, welche unter dem knorpligen Boden der Nasenhöhle einwärts von der inneren Nasenöffnung lagert. Während Owen es als Intermaxillar-Zahn deutet, erblicken Huxley und Günther in ihm einen Vomerzahn, eine Deutung, für welche die Lage des Knochens spricht. Das hintere weit grössere Knochenstück stösst mit seinem hinteren Rand an den Quadratknorpel. Seine hintere Hälfte ist unbezahnt, seine vordere dagegen ist eine Zahnplatte. Nach Owen soll dieses Stück die Elemente des Maxillare, Palatinum und Pterygoids combiniren. Huxley und Günther deuten es, da es vom Vomer bis zum Quadratknorpel reicht, mit vollem Recht als Pterygopalatinum, und zwar ist als Palatinum der bezahnte, als Pterygoid dagegen der zahnlose Abschnitt anzusprechen. Eine ähnliche Zahnplatte wie am Pterygopalatinum, findet sich an der Innenseite des Unterkiefer-

---

1) Owen. Odontography S. 166.
Huxley. Elements etc. S. 208—209.
Günther. Description of Ceratodus. Philosophical Transactions 1872.

knorpels. Wie die von Owen und Günther mitgetheilte mikroskopische Untersuchung der Zahnplatten lehrt, besteht jede derselben, wie die gleichen Gebilde von Chimaera, aus innig untereinander verschmolzenen röhrenförmigen Zähnchen. Da dieselben zum Zermahlen und Zermalmen von Nahrungsmitteln angewandt werden, so werden die Platten am äussern Rand und der oberen Fläche abgerieben und scheint dieser fortschreitende Verlust, wie Owen bemerkt, durch eine correspondirende Hinzufügung neuen Materials an der Innenseite ersetzt zu werden.

Die von einzelnen Knorpelfischen und Dipneusten hier beschriebenen Zahnplatten, welche durch Verschmelzung einer grösseren Anzahl röhrenförmig gestalteter Zähnchen entstanden sind, sind in reicher Anzahl versteinert besonders in den triasischen und jurasischen Schichten aufgefunden worden. In ihrer äussern Form zeigen diese sogenannten „zusammengesetzten Zähne“ eine grosse Mannichfaltigkeit, wie die Abbildungen in Agassiz Poissons fossiles und in Owen's Odontography zeigen. Die ausgestorbenen Thierspecies, von welchen diese Zahnformen herrühren, haben die genannten Forscher als Acrodus, Ptychodus, Psammodus, Cochliodus, Ceratodus, Ctenodus etc. beschrieben und in ihnen ausgestorbene Verwandte der Knorpelfische, besonders der Cestracionten erblickt.

Unter den Teleostiern besitzen die Gymnodonten und Scaroiden eigenthümliche durch Verschmelzung von Zähnen entstandene Bildungen, deren ich hier gleichfalls kurz gedenken will. Schon Cuvier[1]) handelt in seinen Vorlesungen über vergleichende Anatomie eingehender von denselben wegen ihres so eigenthümlichen Baus. Am ausführlichsten hat sie Owen[2]) in seiner Odontography beschrieben und zugleich Abbildungen von ihnen gegeben.

Bei den Gymnodonten bestehen die hervorragenden Ränder der knöchernen Ober- und Unterkiefer, welche zum Zernagen dienen, aus einer zusammenhängenden Zahnmasse, aus einer Zahnplatte. Dieselbe wird aus Lamellen zusammengesetzt, welche horizontal und rechtwinklig zur vorderen Fläche des Kiefers liegen und vollständig durch Cement miteinander verschmolzen sind. Jede Lamelle besteht wieder aus verschmolzenen Zähnchen. In demselben Maasse als die obersten Lamellen abgerieben und zerstört werden, entwickeln

1) Cuvier. Vorlesungen über vergleichende Anatomie III. S. 130—133 und S. 112.

2) Owen. Odontopraphy S. 77—82 und S. 112—119.

sich am entgegengesetzten Rand aus Zahnpapillen neue Lamellen, welche mit den jüngst gebildeten zu einer compacten Masse verschmelzen.

Ausser diesem Kaurand trifft man bei Diodon an der Innenseite des Unterkieferknochens noch eine zweite Zahnbildung an, nämlich zwei zum Kauen dienende Erhabenheiten, welche die Form einer rundlichen Scheibe besitzen, in der Mittellinie des Unterkiefers aneinander stossen und mit demselben an ihrer Basis verschmolzen sind. Jede dieser scheibenförmigen Zahnplatten besteht wiederum aus einer grossen Anzahl dünner Lamellen, welche parallel zum Kieferrand aneinander geschichtet und durch Cement verbunden sind. Auf der mahlenden Oberfläche der Scheibe rufen sie eine parallele Querstreifung hervor. Die Lamellen werden wieder durch Verschmelzung röhrenförmiger Zähnchen gebildet. In demselben Maasse, wie am vorderen Rande Lamellen zerstört werden, bilden sich solche am inneren Rande wiederum neu.

Bei den Scaroiden haben die Ränder der Kieferknochen eine ähnliche Beschaffenheit wie bei den Gymnodonten, und verweise ich Betreffs des näheren Verhaltens auf die Beschreibungen von Cuvier und Owen. Ausserdem haben aber auch noch bei den Scaroiden die Zähne an der Zusammensetzung der Pharynxknochen einen bedeutenden Antheil. Die Pharynxknochen sind nämlich Knochentäfelchen, deren Oberfläche mit regelmässig angeordneten und mit einander verschmolzenen breiten Zähnen dicht bepflastert ist, oder mit anderen Worten, es sind Zahnplatten, deren Basis durch Knochengewebe verdickt und verbreitert ist. An einem Rande nutzen sich dieselben ab, am anderen Rande wachsen sie wieder.

Wenn wir auf die mitgetheilten Thatsachen zurückblicken und uns fragen, worin ihre Bedeutung für die Genese des Kopfskelets besteht, so müssen wir bei der Beurtheilung zweierlei unterscheiden: erstens den Vorgang, durch welchen die beschriebenen Bildungen entstanden sind, und zweitens die Producte, zu welchen der Vorgang geführt hat.

Wenn wir zunächst den ersten Punkt in das Auge fassen, so gleichen die hier beschriebenen Bildungen sich in der Art ihrer Entstehung. Indem sie aus Verschmelzung von Zähnchen hervorgehen, veranschaulichen sie uns Vorgänge, welche auch in erster Linie die Entstehung des Mundhöhlenskelets bei den Urodelen einleiten. Sie zeigen uns, wie diese Vorgänge in niedrigen Wirbelthier-

classen sich häufig vollzogen haben und gewinnen hierdurch für die Genese des Kopfskelets eine Bedeutung.

Was den zweiten Punkt, die Producte, welche der Verschmelzungsprocess von Zähnen geliefert hat, anbetrifft, so unterscheiden sich dieselben in vielfacher Hinsicht und lassen sich dieselhen in zwei Abtheilungen bringen, von welchen die eine weitere Anknüpfungspunkte für die Beurtheilung der Genese des Kopfskelets, die andere deren keine gestattet. Zu letzterer Abtheilung rechne ich Zahngebilde, die durch Verschmelzung einer geringen Anzahl von Schleimhautzähnchen entstanden sind und die daher in grösserer Menge neben und hintereinander in der zahntragenden Schleimhaut sich vorfinden. Hierher gehören die Zahnbildungen von Myliobates, von den Cestracionten, von vielen fossilen ausgestorbenen Fischgenera. Die Verschmelzung der Zähnchen ist eine sehr innige, die neuentstandene Bildung gleicht einem Zahn, der grösser und höher entwickelt ist, und behalte ich daher für sie die alte Bezeichnung, zusammengesetzter Zahn, bei.

Die zweite Abtheilung umfasst alle jene Bildungen, welche durch Verschmelzung von Zähnen in grösserer Anzahl entstanden die Form von Platten besitzen und indem sie auf bestimmte Stellen von der Schleimhaut bei ihrer Verbreitung beschränkt sind, durch Grösse und Form den Werth von Skelettheilen erlangen. Hierher rechne ich die Zahngebilde der Chimaeren, Dipneusten, Gymnodonten, Scaroiden. Von den zusammengesetzten Zähnen unterscheide ich sie als Zahnplatten. Dieselben bieten uns an embryonale Entwicklungszustände, wie wir sie für die Deckknochen der Mundhöhle der Urodelen kennen gelernt haben, weitere Anknüpfungspunkte. Von besonderem Interesse ist in der Beziehung der Kauapparat der Chimaeren und in zweiter Reihe das Mundhöhlenskelet der Dipneusten.

Wie ich im vorhergehenden Abschnitt glaube nachgewiesen zu haben, müssen wir die Gaumenknochen der Amphibien aus zwei paarigen Zahnplatten ableiten, einem vorderen kleineren Paar, welches wir als Vomer, und einem hinteren grösseren Paar, welches wir als Pterygopalatinum bezeichnen können. Diese Platten werden an ihrem Aussenrande, gleich den Zahnreihen, aus welchen sie entstanden sind, resorbirt, und wachsen am Innenrand, an welchem eine Ersatzleiste liegt. Bei den Chimaeren decken nun vier solcher Zahnplatten, wie ich sie als Grundlage für das Gaumenskelet der

Amphibien annehme, die untere Fläche ihres Primordial-Cranium. Dieselben nehmen die gleiche Lage wie die Gaumenknochen der übrigen Wirbelthiere ein und werden von Huxley daher auch als Vomer- und Pterygopalatin-Zahn gedeutet. Das vordere Stück ist kleiner, das hintere bedeutend grösser und stösst mit dem hinteren Ende an den Quadratknorpel. Sie werden am Aussenrande resorbirt und wachsen an der Innenseite. Wenn wir alle diese Verhältnisse in Betracht ziehen und in Rechnung bringen, wie dieselben mit Zuständen übereinstimmen, welche wir phylogenetisch für das Gaumenskelet der Amphibien voraussetzen müssen, dann wird es gerechtfertigt sein, wenn wir in den Zahnplatten der Chimaeren Bildungen finden, welche zu gleich gelagerten Skelettheilen höherer Wirbelthiere überleiten und zu ihnen in naher verwandtschaftlicher Beziehung stehen. Ich deute daher die vordere Platte als Vomer und die hintere als Pterygopalatinum, und erblicke in ihnen daurend bei den Chimaeren das erste phylogenetische Entwicklungsstadium des Gaumenskelets erhalten, welches in der Ontogenie der Urodelen zum Theil (für Vomer und den vorderen Theil des Pterygopalatinum) recapitulirt wird. — Die Zahnplatte, welche bei den Chimaeren jederseits an der Innenseite des Unterkiefers liegt, kann in gleicher Weise als erste Anlage eines Operculare gedeutet werden.

Mit noch weit grösserer Sicherheit lässt sich das Gaumenskelet der Dipneusten mit einem frühen Entwicklungsstadium, welches wir in der Ontogenie der Urodelen kennen gelernt haben, vergleichen. Wie bei letzteren, besteht auch bei Lepidosiren und Ceratodus das Gaumenskelet aus je 2 Knochen; von diesen ist der vordere, der Vomer, eine aus Verschmelzung von Zähnen entstandene Zahnplatte, das hintere Stück dagegen, das Pterygopalatinum, zeigt im vorderen und im hinteren Abschnitt ein verschiedenes Verhalten, indem ersteres eine Zahnbildung, letzteres ein echter Skeletknochen ist. Wie bei den Urodelenlarven, werden auch bei den Dipneusten die Zahnplatten einer Resorption und Neubildung in gleicher Weise unterworfen. Das Gaumenskelet der Dipneusten verharrt also auf jener Entwicklungsstufe, welche von den Urodelen in ihrer Ontogenie rasch durchlaufen wird. Bei ihnen bleiben Skeletstücke der höheren Wirbelthiere weiter nichts als Zahnplatten. — Die an der Innenseite des Unterkiefers gelegene Zahnplatte der Dipneusten ist wieder dem Operculare der übrigen Wirbelthiere homolog.

Wenn in der durchgeführten Weise die Dipneusten in ihrem

Mundhöhlenskelet an dasjenige der Amphibien sich anschliessen, so bieten sie in entgegengesetzter Richtung auch Anknüpfungspunkte an niedriger stehende Fischclassen, an die Selachier, denn bei den Dipneusten, Chimaeren und Cestracionten stimmt der Bau der Zahnplatten fast vollkommen überein. Diese Uebereinstimmung ist so bedeutend, dass Agassiz und Owen fossile Zähne, welche ausgestorbenen Dipneusten angehört haben, als Haifischzähne beschrieben haben. Erst neuerdings haben Krefft[1]) und Günther[2]) gezeigt, dass dieselben mit mehr Recht für Dipneustenzähne zu bestimmen seien, indem sie die Zahnplatten des neuentdeckten Ceratodus Foersteri genauer untersucht und ihre völlige Identität in Bau, Form und Grösse mit einer Anzahl fossiler Zahnbildungen dargethan haben.

Wie auch bei den Knochenfischen Skelettheile durch Verschmelzung von Zähnen entstehen, zeigen uns die Gymnodonten und Scaroiden. Die Zahnplatte an der Innenseite des Unterkiefers von Diodon ist durch Verschmelzung von Opercularzähnen entstanden, und kann daher als Operculare benannt werden. Dasselbe ist an seiner Basis mit dem knöchernen Unterkiefer verwachsen. Ebenso sind bei den genannten Fischen nicht unbedeutende Theile der Kieferknochen einzig und allein aus verschmolzenen Zähnen zusammengesetzt. Die Pharyngealplatten von Scarus endlich repräsentiren uns jenes Entwicklungsstadium des Zahnskelets, in welchem das Zahncement nur unvollkommen resorbirt wird und selbständig weiter sich entwickelt. Der Hauptmasse nach sind sie verschmolzene Zähne, an der Seite und an der Basis dieser Zahnplatten sitzt aber noch eine verhältnissmässig unbedeutende Menge Knochensubstanz, in welcher ich weiter entwickelte Cementtheile früherer, unvollständig resorbirter Zähne erblicke.

Wenn wir auf die angeführten Thatsachen und die an sie angeknüpften Betrachtungen einen Rückblick werfen, so finden wir, dass die phylogenetische Entstehung der Zähne, ihre Vertheilung in der Mundhöhle, ihre Befestigung und Anordnung auf den Deckknochen für die vorgetragene Genese des Mundhöhlenskelets sprechen. Wir finden weiter, dass in der Classe der Fische vielfältig Verschmelzungsprocesse von Zähnen, wie sie auch der Entstehung von

---

1) Krefft. Beschreibung eines gigantischen Amphibiums aus der Verwandtschaft der Gattung Lepidosiren etc. Archiv für Naturgeschichte 1871.

2) Günther. Description of Ceratodus. Philosophical Transactions 1872.

Knochen bei den Amphibien zu Grunde liegen, sich vollziehen und wie ein Theil dieser Bildungen mit Skelettheilen höherer Wirbelthiere verglichen werden kann. Die nach der Richtung angeführten Beispiele verdienen um so mehr Beachtung, als in ihnen eine Reihe von Entwicklungsstadien sich erkennen lässt, wie wir sie zum Theil in der ontogenetischen Entstehung des Mundhöhlenskelets der Urodelen aufgefunden, zum Theil vorausgesetzt haben. Die einzelnen Entwicklungsstadien sind hierbei auf die einzelnen Wirbelthierabtheilungen der Art vertheilt, dass die weiter vorgeschrittenen auch in der systematisch höherstehenden Abtheilung sich vorfinden. Den Ausgangspunkt der Entwicklungsreihe bilden die eigentlichen Squali in den über die Schleimhaut vertheilten, isolirt stehenden Zähnchen. Aus diesen haben sich durch Verschmelzung eine Anzahl sehr verschiedenartig beschaffener zusammengesetzter Zahnbildungen entwickelt, wie wir sie im Gebiss der Cestracionten und Rochen (Myliobates) sowie in den aufgefundenen Resten ausgestorbener Familien von Knorpelfischen vor uns haben. In einer Familie der Knorpelfische, den Holocephalen, erlangen diese Zahnbildungen durch Reduction ihrer Anzahl, durch Volumszunahme einzelner und durch constante Lagerung eine höhere morphologische Bedeutung. Zahnplatten werden zu Skelettheilen. Von den Einrichtungen der Chimaeren leiten weiter die Dipneusten, in sofern ihr Mundhöhlenskelet theils aus Zahnbildungen theils aus reinem Knochen besteht, direct zu den Amphibien über.

So führt uns eine vergleichend anatomische Untersuchung zu einem doppelten Endergebniss. Einmal zeigt sie uns, wie in den verschiedenen Abtheilungen der Fische zahlreiche Thatsachen für eine Genese der Knochen aus Zähnen sprechen, und zweitens lehrt sie uns, dass sich das knöcherne Cranium der Amphibien durch eine Reihe von Uebergangsstufen mit Einrichtungen, welche die Knorpelfische uns darbieten, verknüpfen lässt.

In noch reicherem Maasse als durch vergleichend anatomische Studien wird sich, wie ich glaube, durch ontogenetische Untersuchungen bei den Fischen ein ausgedehntes Material herbeischaffen lassen, durch welches die Entstehung von Knochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Zähnchen nachgewiesen wird. Zur Zeit ist mir nur eine an Fischembryonen durch Carl Vogt[1])

1) Carl Vogt. Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.

gewonnene entwicklungsgeschichtliche Thatsache bekannt, welche sich in der Richtung verwerthen lässt.

Carl Vogt beschreibt in seiner Embryologie des Salmones, dass die Mundhöhle der Forellenembryonen gegen die Zeit, wo sie die Eihüllen abstreifen, eine Zahnbewaffnung aufweist. Die Zähnchen, welche conisch und hakenförmig nach rückwärts gebogen sind, sitzen locker in der Schleimhaut fest und dienen zum Ergreifen kleiner Crustaceen. Zwei grosse Zähne liegen an der Decke der Mundhöhle unmittelbar hinter dem Maxillare, ein oder zwei finden sich an der Wurzel jeden Kiemenbogens und mehrere endlich auf dem Arcus pharyngeus und zwar sowohl unten als oben, so dass der Eingang in das Darmrohr vollständig von Zähnen umringt ist.

Ausser dem Dentale und Maxillare sind zu der Zeit in der Mundhöhle keine Knochen angelegt. Wie bei den Larven der Urodelen, werden demnach auch bei den Forellenembryonen die Zähne früher gebildet.

Durch eine an Forellenbrut von mir gleichfalls vorgenommene Untersuchung bin ich in den Stand gesetzt diese Mittheilungen Vogt's zu bestätigen und zu vervollständigen. — In ihrer Form gleichen die Zähnchen der Forellen ungemein den Larvenzähnchen der Urodelen. Wie diese, sind sie spitz zulaufende dünnwandige Kegel, wie diese verbreitern sie sich an ihrer Basis in dem Schleimhautgewebe plattenartig. Wie dort enthält nur der obere Theil Zahnbeinröhrchen, der untere dagegen ist völlig homogen; wie dort besteht die Spitze des Kegels aus Schmelz. Gleich den Larvenzähnchen der Urodelen sind mithin auch die Zähnchen der Forellen aus drei Geweben, aus Zahnbein, Schmelz und Cement zusammengesetzt. Ihr Verhältniss zum späteren Skelet der Mundhöhle habe ich nur für das Dentale des Unterkiefers, für das Linguale und die Ossa pharyngea näher untersucht. Das Dentale ist auf dem frühesten Stadium, eine zahnlose dünne Knochenlamelle an der Aussenseite des Meckelschen Knorpels, demnach eine Integumentossification. Mit ihrem oberen Rande treten die sich in der Schleimhaut etwas später bildenden Zähne in Verbindung, und gleicht sich daher die Entstehung des Dentale bei den Urodelen und Forellen in jeder Beziehung. Ebenso entwickelt sich das Linguale und die Ossa pharyngea wie dort Vomer, Palatinum und Operculare, und habe ich die Vorgänge Schritt für Schritt wie dort verfolgen können. Einander nahe liegende Zähnchen verschmelzen mit ihren Basal-

plättchen. Neu sich entwickelnde Zähne schliessen sich bei älteren Larven an ihre Vorgänger an. So entstehen Zahngruppen in der Schleimhaut, welche durch eine dünne Knochenlamelle verbunden sind.

Auf der knorpligen Copula des Zungenbeinbogens fand ich bei den jüngsten der untersuchten Forellenlarven nahe der Medianlinie jederseits zwei ausgebildete, an der Basis verbundene Zähnchen und nach vorn und nach hinten von denselben je ein in der Entwicklung begriffenes Spitzchen. An älteren Larven waren diese mit den zwei älteren in Verbindung getreten, und bestand jetzt das Linguale jederseits aus 4 in einer Reihe stehenden Zähnen.

Auf dem knorpligen sechsten Kiemenbogen beobachtete ich am Eingang in das Darmrohr vier Zahngruppen, von welchen zwei im oberen Theil, (Ossa pharyngea superiora) und zwei im unteren Theile des Knorpelbogens (Ossa pharyngea inferiora) nahe der Medianlinie lagen. An den jüngst untersuchten Larven bestand jede Gruppe aus etwa 3 verbundenen Zähnchen und einigen medianwärts von ihnen lose in der Schleimhaut liegenden unentwickelten Zahnspitzchen. Das Bild glich in hohem Maasse demjenigen, welches auf Taf. IV. Fig. 18 vom Vomer einer Axolotllarve dargestellt ist. An älteren Larven konnte ich wahrnehmen, wie mit diesen Gruppen ein viertes, fünftes und sechstes Zähnchen successive verschmolz, wie ein solches oftmals einen Vorsprung am Knochenblättchen bedingte[1]), wie in anderen Fällen die Basalplatte eines vollständig entwickelten Zahnes nur durch eine dünne Verbindungsbrücke mit der übrigen Zahngruppe zusammenhing. An den ältesten Larven, welche ich untersucht habe, waren auf diese Weise auf dem Arcus pharyngeus vier Knochenblättchen entstanden, deren jedes 6—8 Zähne trug. Dieselben sind vom Vomer oder Operculare einer Urodelenlarve (Tafel IV. Fig. 3 u. 13.) kaum zu unterscheiden.

Schon aus diesen wenigen hier mitgetheilten entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen geht hervor, dass bei den Fischen die Zähne für die Genese einzelner Knochen (Linguale, Ossa pharyngea superiora und inferiora) dieselbe Rolle wie bei den Urodelen spielen. Eine bei einer grösseren Anzahl von Fischen vorgenommene Untersuchung wird die Anzahl dieser Beispiele voraussichtlich stark vermehren und wird es wahrscheinlich möglich sein, an verschiedenen Species für jeden einzelnen Knochen eine Entstehung aus Zahnbildungen

1) Vergleiche Taf. IV. Fig. 4u.

nachzuweisen. Somit gelangen wir durch vergleichend anatomische Betrachtung und durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtung zu dem gleichen Resultate, dass auch das Mundhöhlenskelet der Knochen-Fische und Dipneusten aus Zahnplatten abzuleiten ist.

b. Mundhöhlenskelet der Amnioten, der Reptilien, Vögel, Säugethiere.

Bei den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, lässt sich weder in der Beschaffenheit ihres Mundhöhlenskelets, noch in der Entwicklungsgeschichte desselben eine Thatsache auffinden, welche zu Gunsten einer Entstehung der Deckknochen aus Zahngebilden spräche. Wenn wir von den Reptilien absehen, so besteht bei ihnen gar keine nähere Beziehung zwischen den Knochen und Zähnen, vielmehr scheinen dieselben während des ganzen Lebens einander völlig fremdartig zu sein. So sind bei den Säugethieren die Zähne, welche sich überhaupt nur auf den Kieferrändern vorfinden, lose in Höhlungen der Knochen befestigt, ohne innigere Verbindung; bei den Schildkröten und Vögeln fehlen endlich die Zähne vollständig. Wenn wir die Entwicklungsgeschichte befragen, erhalten wir dieselben negativen Resultate. Sie zeigt uns, dass die Deckknochen der Mundhöhle durch Verknöcherung eines zellenreichen bindegewebigen Stroma entstehen und dass die Zähne, wenn sie überhaupt vorhanden sind, erst weit später auftreten.

Es kann daher nicht wunderbar erscheinen, dass man bis jetzt Knochen und Zähne als zwei einander fremdartige Bildungen betrachtet hat und dass man an die Verhältnisse der höheren Wirbelthiere gewöhnt und in den durch sie hervorgerufenen Vorstellungen befangen auch in dem Skelet der niederen Wirbelthiere die enge Beziehung nicht erkannt hat, in welcher hier die Zähne und die Knochen der Mundhöhle fast überall zu einander stehen.

Angesichts dieser Thatsachen drängt sich uns naturgemäss die Frage auf: In welchem Verhältniss steht die Entwicklung des Mundhöhlenskelets der Wirbelthiere zu der aufgefundenen Genese des Mundhöhlenskelets der Amphibien?

Die vergleichende Anatomie weist nach, wie die Knochen der Amphibien denjenigen der Reptilien und diese wiederum den Knochen der Vögel und Säugethiere homolog sind. Da nun homologe Knochen auf gleiche Weise einst entstanden sein müssen, so müssen wir auch die Knochen der höheren Wirbelthiere phylogenetisch von Zahnbildungen ableiten, wenn die Knochen der niederen Wirbelthiere

diesen Ursprung haben. Wollte man für erstere eine solche Entstehung nicht einräumen, so würde man vor die Alternative gestellt sein, entweder die bis jetzt angenommene Homologie der einzelnen Skelettheile der Amnioten und der Anamnia fallen zu lassen oder die für letztere hier entwickelte und in mehrfacher Hinsicht begründete Genese der Schleimhautossificationen als falsch zu verwerfen.

Aus diesem Dilemma werden wir uns retten, wenn es uns gelingt Gesichtspunkte aufzufinden, welche es ermöglichen die für die Amnioten hervorgehobenen Verschiedenheiten als secundär entstandene Veränderungen aufzufassen. Da für die Genese der Knochen aus Verschmelzung von Zähnen ein directer Beweis sich hier nicht beibringen lässt, so müssen wir wenigstens einen indirecten Beweis zu liefern versuchen, wir müssen nachweisen, dass gegen die Annahme einer Genese der Knochen aus Zähnen auch für die Amnioten kein triftiger Einwand sich erheben lässt; dass die Annahme vielmehr nothwendiger Weise Gültigkeit besitzen muss, so lange die Homologie der Skelettheile der höheren und niederen Wirbelthiere nicht widerlegt ist.

Es tritt mithin die Aufgabe an uns heran, in Erwägung zu ziehen, ob und in welcher Weise sich die Verschiedenheiten, welche wir im Bau und in der Entwicklung des Mundhöhlenskelets und des Zahnsystems bei den höheren Wirbelthieren im Vergleich zu den niederen beobachten, von ursprünglicheren Zuständen ableiten lassen, ferner Momente aufzufinden, durch welche die ursprünglichen Verhältnisse verwischt worden sein können.

Den Angelpunkt zur Lösung der vorliegenden Frage bildet die Erklärung der bei den Amnioten so abweichenden Beschaffenheit des Zahnsystems. Wenn es hier möglich ist die Verschiedenheiten auf frühere Zustände zurückzuführen, dann ist auch die Aufgabe, das Mundhöhlenskelet der höheren Wirbelthiere genetisch als Product von Zahnbildungen zu erklären, der Hauptsache nach gelöst.

Die Verschiedenheiten, welche zwischen der Bezahnung der Amnioten und derjenigen der Anamnia bestehen, äussern sich besonders nach drei Richtungen: in der Verbreitung, in der Befestigung und in der embryonalen Entwicklung der Zähne.

Was die V e r b r e i t u n g d e r Z ä h n e anbetrifft, so habe ich schon in einer früheren Arbeit die Gründe angeführt, welche uns die Annahme nahe legen, dass von den Selachiern an alle Wirbel-

thierclassen von Stammformen abstammen, deren ganze Mundhöhle einen Zahnbesatz trug. Dass diese Annahme nicht unbegründet ist, zeigt uns ausser den dort bereits angeführten Gründen namentlich eine vergleichende Betrachtung des Zahnsystems im Wirbelthierreich. Wir finden dann, dass bei den am niedrigsten stehenden Formen, den Selachiern, die ganze Mundhöhle zahntragend ist, dass bei den Knochenfischen die Bezahnung nur auf einzelnen Strecken, nämlich überall, wo Knochen sich entwickelt haben, erhalten ist. Weiter finden wir, dass bei den Amphibien und Reptilien eine beschränkte Anzahl von Knochen Zähne besitzt und dass, während bei den Fischen meist die ganze Knochenoberfläche von ihnen bedeckt war, hier die Zähne nur in einer einfachen Reihe stehen. Bei den Säugethieren sind nur noch die Kieferränder bezahnt, bei den Schildkröten und Vögeln endlich ist die Zahnbildung ganz verloren gegangen. Je mehr wir somit in der Wirbelthierreihe aufsteigen, um so mehr macht sich eine Abnahme in der Anzahl der Zähne mit gleichzeitiger Zunahme der Ausbildung des Einzelzahns geltend. Die Zahnstellung der Säugethiere bildet somit nur das Endglied einer Entwicklungsreihe, innerhalb deren zahlreiche Uebergangsstufen von einer vollkommenen zu einer sehr beschränkten Bezahnung der Mundhöhle überleiten. Derselbe Process, welchen ich für die Classe der Amphibien bereits ausführlicher geschildert habe, vollzieht sich in noch höherem Maasse am Zahnsystem im ganzen Stamm der Wirbelthiere, ein Process, der einestheils auf eine Beschränkung der Zahl der Zähne, andererseits auf eine höhere Ausbildung des Einzelzahns hinwirkt. Die vollständige Rückbildung der Zähne bei den Vögeln und Schildkröten erklärt sich, wie bei Siren lacertina, aus der Entwicklung eines neuen Kauwerkzeuges, der Hornkiefer.

Wie in der Verbreitung, so können wir auch in d e r B e f e s t i g u n g d e r Z ä h n e, vornämlich bei den Säugethieren, nicht mehr das ursprüngliche Verhalten erblicken; vielmehr zeigen uns die niederen Thierclassen, dass die Verwachsung der Zähne mit den Skeletknochen der primäre, die lockere Verbindung mit denselben oder das Ausbleiben der Verwachsung ein erst nachträglich erworbener secundärer Zustand ist. Bisher hat man das Verhältniss gerade umgekehrt aufgefasst, aus dem einfachen Grunde, weil man durch die Befestigung der Zähne bei den Säugethieren an diese Betrachtungsweise gewöhnt war. — Der secundäre Zustand lässt sich aus dem primären nicht unschwer ableiten. Da ja die Zähne auf

den Knochen durch Ersatz wechseln, und bei den sich entwickelnden Ersatzzähnen die Krone früher als der Sockel gebildet wird, so ist bei allen Wirbelthieren ein Zeitabschnitt da, in welchem der junge ziemlich entwickelte Zahn mit dem Knochen in keiner Verbindung steht, und ist hier die Möglichkeit gegeben, dass mechanische Momente von aussen auf ihn einwirken, und seine Verwachsung nicht zu Stande kommen lassen. Ueber die Art und Weise, wie an den Skeletknochen Alveolen zur Aufnahme der Zähne sich gebildet haben, darüber wird voraussichtlich ein eingehenderes Studium der so mannichfaltigen Befestigungsweise der Zähne bei den Reptilien uns Aufklärung verschaffen können.

Es bleibt uns jetzt noch der dritte Punkt, die spät erfolgende embryonale Entwicklung der Zähne bei den Säugethieren, zu betrachten übrig. Während die phylogenetische Reihenfolge der Organe uns erwarten lässt, dass die Zähne früher als die Kopfknochen sich bilden sollten, findet hier gerade die umgekehrte Reihenfolge statt. Es theilen die Säugethiere dieses verspätete Auftreten der Zähne mit den Anuren. Bei letzteren konnte ich die Abänderung auf ein Ausfallen der primären Zahngenerationen zurückführen, und war es mir daselbst gelungen in der Form und Stellung der Zähne, in der Entwicklung eines provisorischen Kauapparates eine Anzahl von Momenten aufzufinden, welche einen derartigen Process ausser Zweifel stellten. Es ist insofern die Entwicklung der Skeletknochen und der Zähne bei den Anuren von hoher Bedeutung, da sie uns noch Spuren eines ausserordentlich wichtigen Vorgangs erkennen lässt. Wenn es erlaubt ist die Verhältnisse bei den Säugethieren nach Analogie zu beurtheilen, so müssen wir, wie bei den Anuren, die spät erfolgende Entwicklung der Zähne bei ihnen gleichfalls aus einer Rückbildung primärer Zahngenerationen erklären. Wie dort, so spricht auch hier die hohe Ausbildung der Milchzähne für eine solche Annahme. Dagegen müssen die Ursachen, welche die Rückbildung der primären Zähne bewirkt haben, bei den Säugethieren andere als bei den Anuren gewesen sein. Während bei diesen ein veranlassendes Moment sich in dem Entstehen von Hornscheiden und Hornzähnen erblicken liess, finde ich ein solches bei den Amnioten und vornämlich bei den Säugethieren in der längeren Dauer ihres embryonalen Lebens. Dass durch ein solches oft tiefgreifende Veränderungen in der Entwicklungsweise der Organe hervorgerufen werden, lehrt uns die

Ontogenie der höheren Thiere durch eine Fülle von Beispielen. Auch lässt sich ungefähr ein Einblick in die Art und Weise gewinnen, wie das embryonale Leben auf die Zähne rückbildend eingewirkt haben mag. — Wenn die Ontogenese die Phylogenese recapituliren sollte, so müssten bei den Säugethieren die Zähne auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium in entsprechender Kleinheit entstehen, sie müssten während des verlängerten Eilebens häufig wechseln, an Grösse zunehmen und ihre Form verändern, wie dies in der Entwicklung der Zähne bei den das Ei früher verlassenden Urodelenlarven der Fall ist. Durch ein langes embryonales Leben müssen aber in diesem Entwicklungsgang vielfache Abänderungen hervorgerufen werden, 1. weil die ganze Eientwicklung eine sehr rasche und abgekürzte ist, 2. weil während des Eilebens die Ursachen hinwegfallen, welche bei freilebenden Thieren den Zahnwechsel herbeiführen, 3. weil andere sich entwickelnde Organe das gegebene Dottermaterial erfordern. Alle diese Momente werden eine Reduction der sich ersetzenden Zahngenerationen herbeiführen können und werden von der Rückbildung die primären Zahngenerationen zunächst betroffen werden, da sie während des Eilebens völlig nutzlose Organe sind.

Durch die angestellte Betrachtung habe ich anzudeuten gesucht, in welcher Weise man das Zahnsystem der Amnioten von niederen Zuständen ableiten kann, und habe ich zur Stütze dieser Vorstellung eine Anzahl Gründe beigebracht. Ich kehre jetzt zum Ausgangspunkt zurück, zu der Frage, ob auch das Mundhöhlenskelet der höheren Wirbelthiere phylogenetisch aus dem Zahnsystem abgeleitet werden muss?

Wenn wir zur Annahme berechtigt sind, dass bei den Amnioten die beschränkte Bezahnung durch Rückbildung herbeigeführt worden ist, dass die Befestigung der Zähne nicht mehr eine primäre, sondern eine secundäre ist und dass in der embryonalen Entwicklung die primären Zahngenerationen unterdrückt worden sind, so halte ich die Schwierigkeiten für gehoben, welche der Genese ihres Mundhöhlenskelets aus Zahnbildungen entgegenstehen. Die höheren Wirbelthiere stehen dann in der ontogenetischen Entwicklung der Deckknochen der Mundhöhle zu den niederen Wirbelthieren in einem ähnlichen Verhältniss, wie die Anuren zu den Urodelen. Die getrennte Entstehung von Knochen und Zahn erklärt sich dann aus denselben Ursachen, aus denen ich die Entwicklung des Pterygoids

und Parasphenoids der Urodelen und aller Schleimhautknochen der Anuren zu erklären versucht habe.

Auf diesem Wege erhalten wir von der Genese der Schleimhautossificationen für alle Wirbelthierclassen eine einheitliche Auffassung. Dieselbe lässt sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

Die Deckknochen der Mundhöhle sind im ganzen Wirbelthierstamm phylogenetisch durch Verschmelzung von Zähnchen entstanden. Dieser Entstehungsmodus wird in der Ontogenese der unteren Wirbelthierclassen zum Theil noch recapitulirt, in der Ontogenese der höheren Wirbelthierclassen dagegen ist er durchgehends abgekürzt, indem Knochen auf directem Wege in der Schleimhaut sich bilden. In letzterem Fall erscheinen die ursprünglich zusammengehörigen Bildungen (Zähne und Knochen) einander von Anfang an ganz fremdartig zu sein, indem der ursprünglich bestandene Zusammenhang durch stattgehabte tiefgreifende Differenzirung vollständig verwischt und aufgehoben ist.

2. In welchem Verhältniss stehen die Deckknochen der Mundhöhle zu den übrigen Deckknochen des Schädels (zu den Integumentossificationen)?

Da es uns im vorhergehenden Abschnitt gelungen ist, die Deckknochen der Mundhöhle aller Wirbelthiere mit knöchernem Cranium von phylogenetisch älteren Bildungen abzuleiten, so liegt es nahe, über das Verhältniss nachzudenken, in welchem zu ihnen die übrigen Deckknochen des Schädels stehen. Um uns hierüber Klarheit zu verschaffen, müssen wir in die Entstehung der letzteren einen Einblick zu gewinnen suchen und prüfen, ob es möglich ist, sie gleichfalls auf einfachere Verhältnisse zurückzuführen.

Von besonderer Wichtigkeit scheinen mir zur Aufklärung des vorliegenden Gegenstandes zwei Arbeiten zu sein, eine Arbeit von Leydig[1]): »Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir«

---

1) Leydig. Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie v. Siebold und Kölliker. B. V. Leipzig 1853.

und eine zweite Arbeit von Williamson[1]): »über die mikroskopische Structur der Schuppen und Hautzähne einiger Ganoid- und einiger Placoidfische.«

Die hauptsächlichsten Resultate dieser Untersuchungen, soweit sie unseren Gegenstand betreffen, theile ich hier im Auszug mit, da sie uns eine Grundlage für weitere Betrachtungen liefern.

Durch eine vergleichende histologische Untersuchung der Schuppen und der Deckknochen des Schädels von Polypterus bichir gelangt Leydig zu dem Ergebniss, dass alle Kopfknochen desselben, welche ein schmelzähnliches, glänzendes Aussehen haben, wie das Nasale, Frontale, Parietale, die Knochen, welche die Klappe über dem Spritzloch bilden, die Ossa intercalaria zwischen Stirnbein und Vordeckel, die Schilder in der Hinterhauptsgegend, das Operculum, Praeoperculum und Suboperculum, die Schilder am Oberkiefer bis Vordeckel, die Knochenplatte an der Stelle der Kiemenhautstrahlen, endlich die Knochen unter dem Schultergürtel als — »Verknöcherungen der Lederhaut« und zwar als »Schuppen des Kopfes oder Metamorphose der Schuppen« zu betrachten sind. Zu dieser Auffassung wird Leydig hauptsächlich durch folgende Punkte bestimmt.

1) »Die Nasen-, Stirn- und Scheitelbeine decken nicht unmittelbar den Knorpel des Primordialcranium, sondern zwischen letzterem und den genannten Knochen liegt noch eine dünne pigmentirte Haut, die sich als Lamelle vollständig abziehen lässt, und die man vielleicht der unter den Schuppen übriggebliebenen Lederhaut vergleichen und damit als Rest der nicht verknöcherten Kopfhaut bezeichnen darf.«

2) Wie bei den Schuppen, so liegt auch an den Kopfknochen die Epidermis unmittelbar ihrer Oberfläche auf.

3) Im histologischen Bau herrscht zwischen den genannten Kopfknochen und den Schuppen des übrigen Integuments die vollkommenste Uebereinstimmung.

4) Die Knochen des Kopfes haben dieselbe äusserst charakteristische Beschaffenheit der Oberfläche, dasselbe schmelzähnliche

---

1) Williamson. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. Philosophical Transactions 1849.

Williamson. On the structure and development of the scales and bones of Fishes. Philosophical Transactions 1851.

glänzende Aussehen, welches die Schuppen auszeichnet. Ihre oberflächlichste Schicht ist »ebenso wie bei den Schuppen durch Furchen in Tafeln zerfallen, und von homogener Beschaffenheit.«

In dem zuletzt angeführten Punkte muss ich die Angaben Leydig's ergänzen und kann ich hier zu den übereinstimmenden Verhältnissen, welche Schuppen und Knochen zeigen, noch ein weiteres ganz besonders wichtiges Merkmal hinzufügen. Leydig bestreitet nämlich die Anwesenheit von wirklichem Schmelz auf den Schuppen von Polypterus und lässt die schmelzähnliche Beschaffenheit derselben dadurch entstehen, dass die oberste Lage mehr homogen ist. „Die äusserste Lage der Lederhaut soll nach ihm bei der Verkalkung zum sogenannten Schmelz werden.“ Für die Schuppen habe ich schon an einem andern Ort[1]) nachgewiesen, dass sie einen wirklichen Schmelzüberzug gleich den Placoidschuppen besitzen und hierdurch die Reissner'schen[2]) Angaben bestätigt. Da nun die Oberfläche der Kopfknochen dieselbe schmelzähnliche Beschaffenheit wie die Schuppen zeigt, — eine Beschaffenheit, welche schon bei oberflächlicher Betrachtung als etwas sehr Charakteristisches in die Augen springt, — so folgt daraus, dass auch die Kopfknochen von einer Schmelzlage bedeckt sind, dass sie mithin Schmelzknochen sind. Diese Uebereinstimmung erscheint mir von um so grösserer Bedeutung als der Schmelz eine besonders charakteristische morphologische Bildung ist, welche sich sonst nur auf Schuppen und Zähnen vorfindet.

Eine nicht minder wichtige Grundlage für die Beurtheilung der Genese der Deckknochen der Schädeloberfläche wird uns durch die Untersuchungen von Williamson gegeben, durch welche wir in die Entstehung von zusammengesetzteren Integumentossificationen, in die Entstehung von Hautknochen, einen Einblick erhalten.

Williamson führt uns in seiner Arbeit theils von lebenden theils von ausgestorbenen Fischen eine Reihe von Knochenplatten vor, an denen sich nachweisen lässt, wie sie aus einer mehr oder minder innigen Verschmelzung ursprünglich isolirter placoidschuppenähnlicher Hautzähnchen entstanden sind. So bestehen die Hautknochen von Macropoma wie die Basalplatte der Haifischschüppchen

---

1) Ueber Bau und Entwickl. der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 1874 B. VIII. S. 346 Anmerk.

2) Archiv f. Anat. und Physiologie v. J. Müller 1859.

aus verknöcherten sich kreuzenden Bindegewebslamellen. Mit der Oberfläche dieses Knochengewebes sind zahlreiche kleine zahnähnliche Gebilde fest verwachsen. Wie die letzteren in Form und Bau vollkommen dem frei vorstehenden Theil der Placoidschuppen gleichen, so entsprechen die gekreuzten Bindegewebslamellen des Hautknochens den untereinander verschmolzenen Basalplatten der letzteren.

Eine Modification dieser Bildung findet sich bei den Panzerwelsen, bei Hypostomus und bei Loricaria. Auf den Hautknochen, welche die Panzerbekleidung dieser Fische zusammensetzen, stehen kleine zahnähnliche Spitzchen, welche aus Dentin und einem dünnen Schmelzüberzug gebildet sind. Diese Spitzchen sind indessen mit der Knochenoberfläche nicht fest verwachsen, sondern durch eine Art von Kugelgelenk auf niedrigen Fortsätzen der Knochenoberfläche vermittelst Bindegewebsfasern befestigt [1]).

Von diesen Hautknochen, deren Entstehung durch Verschmelzung von Placoidschüppchen ziemlich klar ausgesprochen ist, lassen sich nun, wie Williamson gezeigt hat, durch Uebergangsstufen die Knochenschilder mit glatter Oberfläche anderer Ganoiden ableiten. Bei Dapidius granulosus zum Beispiel ist die Schuppenoberfläche nicht mit vorspringenden zahnähnlichen Spitzen sondern mit breiteren Höckern bedeckt. Jeder dieser Höcker enthält aber in seinem Innern noch eine Pulpahöhle, von welcher zahlreiche Dentinröhrchen ausstrahlen, so dass uns im Höcker das Aequivalent einer Placoidschuppe gegeben ist. Bei Megalichthys, Diplopterus und Holoptychius ist die Schuppenoberfläche vollkommen glatt. Auf einem Durchschnitt zeigt sich indessen, wie die oberflächliche Schicht der Schuppen dicht beisammen stehende regelmässige Höhlungen enthält, von welchen nach oben und seitlich Dentinröhrchen entspringen, und folgert hieraus Williamson mit Recht, dass diese Hautknochen aus Verschmelzung gedrängt stehender Placoidschuppen entstanden sind, indem jede Höhlung mit ihren Dentinröhrchen einem ursprünglich isolirten conischen „Hautzahn“ entspricht. Wie schon bei Dapidius der Zahn zu einem Höcker geworden ist, so hat

---

1) Williamson. On the structure and development of the scales and bones of fishes. Philosophical Transactions 1851 S. 658.

Heinecke. Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift f. wissensch. Zool. v. Siebold und Kölliker 1873. S, 587.

Heinecke hat auf den Zähnchen des Panzers Schmelz nachgewiesen.

sich hier seine Oberfläche noch mehr verbreitert, die Verschmelzung mit den umgebenden Zähnen ist eine vollständigere geworden, bis so durch Verschmelzung uud Umwandlung die glatte Oberfläche entstanden ist.

Wenn wir die Ergebnisse der beiden mitgetheilten Untersuchungen zusammenfassen, so hat uns Williamson gezeigt, wie durch Verschmelzung von Placoidschuppen ähnlichen Bildungen im Integument zusammengesetzte Knochentafeln oder Schuppen entstehen; Leydig hat dann weiter dargethan, dass bei Polypterus bichir die äussern Deckknochen des Primordialcranium mit den Schuppen des Integumentes völlig übereinstimmen.

Das Verdienst, diesen Befunden eine allgemeine Fassung gegeben zu haben, hat sich Gegenbaur erworben. In seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie[1]) betrachtet er „die kleinen Knochenplättchen in der Haut der Selachier als den Ausgangspunkt einer in den übrigen Abtheilungen reichen Hautknochenentfaltung" und lässt er „dieselben sich bei den Ganoiden ziemlich allgemein in grössere Knochenplatten umwandeln". Ueber die Beziehung dieser Ossificationen zu den Deckknochen des Primordialcranium äussert sich Gegenbaur in folgenden Sätzen: »Von besonderer Wichtigkeit werden die Ossificationen des Integumentes an jenen Körperstellen, wo Theile des inneren Skelets an die Oberfläche treten. Den Knorpeloberflächen des inneren Skeletes legen sich an jenen Stellen Ossificationen auf, welche dem Integumente angehören, indem sie in demselben entstehen, ganz wie Knochentafeln an anderen Stellen der Körperoberfläche. Sie bilden unter bestimmter Anordnung erscheinende Knochenplatten, die besonders am Kopfe mit Beständigkeit auftreten und dort die Anfänge des knöchernen Schädels, zunächst des Schädeldaches vorstellen. Diese Hautknochen gehen durch Vererbung auf alle mit knöchernem Schädel versehenen Wirbelthiere über und verbinden sich mit Ossificationen, welche später selbstständig am Knorpelschädel auftreten. Das erste Auftreten dieses Verhaltens trifft sich bei den Ganoiden mit knorpligem Skelet. Neben den grossen Knochentafeln, die theilweise schon bei den

---

1) Gegenbaur. Grundzüge der vergleich. Anat. 1870. 2. Aufl. S. 591—594. S. 640.

Gegenbaur. Grundriss der vergleich. Anat. 1874. S. 426—428. S. 469.

Teleostiern ihre oberflächliche Lagerung einbüssen, finden sich zahlreiche kleinere vor, von denen der grösste Theil nicht typisch wird."

Gegen die Deutung von Deckknochen des Schädels als Hautknochen sind von verschiedenen Seiten Einwände gemacht worden, welche ich hier nicht unberührt lassen will.

So erklärt Joh. Müller[1]), dass Knochen, ‚welche irgendwo unter der Hautschichte liegen, nicht zu dem Hautskelet gerechnet werden können. Denselben Satz stellt Kölliker[2]) auf und findet noch einen weiteren Einwand darin, dass die Deckknochen des Schädels der Knochenfische nicht nur einen dicken Hautüberzug oftmals besässen, sondern dass diese Haut auch wie bei Brama, Sciaena, Chaetodon, Holocanthus, Diodon etc. Schuppen und Stacheln tragen könne. „Wer könnte", fügt Kölliker hinzu, „in einem solchen Falle, wo ein Stirnbein, das ganz bestimmt Belegknochen ist, von einer mit gewöhnlichen Schuppen versehenen Haut überzogen erscheint, noch daran denken, dasselbe für einen Hautknochen, für eine Art Schuppe des Schädels, wie sie die Störe allerdings besitzen, zu halten?"

Keiner dieser Einwände scheint mir bei genauerer Prüfung stichhaltig zu sein. Der erste Einwand, dass ein Knochen, der einen dicken Hautüberzug besässe, nicht Hautknochen sein könne, wird hinfällig, aus dem einfachen Grunde, weil im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ein oberflächlich entstandener Knochen eine tiefere Lage einnehmen kann. Von den gewiss sehr zahlreichen Ursachen, welche eine solche Verlagerung herbeiführen können, will ich nur eine besonders hervorheben, den Umstand nämlich, dass von der Oberfläche her neue nicht verknöchernde Gewebsschichten sich entwickeln. Ich verweise in der Beziehung auf das schon früher angeführte Beispiel, dass bei den Amphibien die aus gekreuzten Bindegewebslamellen bestehende Gewebsschicht, welche bei den Petromyzonten unmittelbar unter der Epidermis liegt, noch von einer die Hautdrüsen enthaltenden, nicht geschichteten Bindegewebslage bedeckt ist.

Ebenso lässt es sich recht wohl erklären, wie in dem Integument,

---

1) Archiv f. Anat. u. Physiologie 1845. S. CCXL.

2) Kölliker. Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zoot. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.

welches Hautknochen überzieht, Schuppen und Stacheln entstehen können. Wie die Zähne, Haare, Federn etc., sind die Schuppen einem Ersatz unterworfen. Auf Schuppen- und Zahngenerationen, welche einem Knochen Entstehung gegeben haben, und solchen, welche weiterhin mit ihm in feste Verbindung getreten sind, können Generationen folgen, welche sich nur lose mit ihm verbinden und so kann allmählig der Zusammenhang zwischen Knochen einerseits und Zähnen und Schuppen andererseits gelöst werden.

Weitere Einwände, welche man aus der ontogenetischen Entstehung der Deckknochen herleiten könnte, lösen sich in derselben Weise, wie ich es bereits früher für die zahnlosen Deckknochen der Mundhöhle durchgeführt habe, und unterlasse ich es daher hier noch einmal auf die schon dort erörterten Fragen zurückzukommen.

Da somit die gemachten Einwände sich als unhaltbar erweisen, so glaube ich, gestützt auf die wichtigen Untersuchungen von Leydig und von Williamson und im Anschluss an Gegenbaur für die Integumentossificationen eine ähnliche Genese wie für diejenigen der Schleimhaut annehmen zu müssen. Die Belegknochen der Schädeloberfläche aller Wirbelthiere sind phylogenetisch durch Verschmelzung von Schuppenbildungen in gleicher Weise wie die Knochen der Mundhöhle durch Verschmelzung von Zähnen entstanden.

Ein besonderes Verhalten zeigen die so entstandenen Deckknochen am Rande der Mundhöhle. Hier vereinigen sich Ossificationen des Integumentes und der Schleimhaut zur Bildung von Skelettheilen, und so entstehen die Kieferknochen, welche gemischter Abstammung sind. Schon bei den Larven der Urodelen habe ich auf den verschiedenen Ursprung hingewiesen, welcher z. B. an dem Maxillare und Intermaxillare der Processus nasalis einerseits und der Processus palatinus und dentalis andererseits erkennen lassen. Ein besonders prägnantes Beispiel liefert uns in der Beziehung das Kopfskelet des Lepidosteus osseus[1]). Hier befinden sich dem oberen Rand der Mundöffnung entlang eine ziemlich beträchtliche Anzahl vierseitiger schuppenartiger Knochenstücke, welche an ihrem Mundhöhlen-

---

1) Agassiz, Recherches sur les poissons fossiles. Atlas T. I. Vol 2. Taf. B′ Fig. 3, Taf. B″ Fig. 9.

Stannius, Handb. der Anatomie der Wirbelthiere S. 76.

rand und auf ihrer inneren Fläche grössere und kleinere Zähne tragen (Taf. I Fig. 1 u. 2). Jedes zahntragende Knochenstück gleicht vollständig einer Schuppe, wie sie der Hautpanzer des Thieres enthält. Seine Oberfläche ist vollkommen glatt, spiegelnd und von jener eigenthümlichen Beschaffenheit, wie sie nur ein Schmelzüberzug verleiht. Als Aequivalent des Maxillare anderer Wirbelthiere finden wir also bei Lepidosteus osseus Schuppen, welche Zähne tragen, mithin Integument- mit Schleimhautossificationen verbunden.

Eine wie grosse Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Arten von Schleimhaut- und von Integumentossificationen im Wirbelthierstamm besteht, zeigt uns eine V e r g l e i c h u n g derselben, welche ich hier für einige Fälle durchführen will.

Wie in der Schleimhaut Gruppen von Zähnchen, so verschmelzen im Integument Gruppen von Placoidschüppchen mit einander. Den von Zahnkegeln bedeckten Knochenplatten von Siren lacertina, von den Urodelenlarven und von den meisten Fischspecies entsprechen die Hautschilder von Macropoma mit ihren frei vorstehenden Stacheln. Den zusammengesetzten Zähnen von Myliobates und Cestracion und den Zahnplatten der Dipneusten und Chimären entsprechen die Knochenschilder von Megalichthys etc. An beiden Bildungen ist bei Betrachtung der glatten aus Schmelz bestehenden Oberfläche die Zusammensetzung aus verschmolzenen Zähnen oder Placoidschuppen nicht mehr zu erkennen, dagegen lehrt solche die mikroskopische Untersuchung von Durchschnitten, indem bei den Zahnplatten die röhrenförmige Structur, bei den Knochenschildern die Pulpahöhlen der ursprünglich isolirten Placoidschuppen zu Tage treten.

Wie in der Schleimhaut die Ersatzzähne, so können im Integument die Ersatzschuppen mit den Deckknochen in eine lockere Verbindung treten, und kann auf diesem Wege endlich sogar der Zusammenhang zwischen den beiderlei Bildungen so vollständig aufgehoben werden, dass sie einander völlig fremdartig zu sein scheinen. In beiden Fällen ist die lockere Befestigungsweise der Zähne und der Schuppen eine erst später erworbene secundäre. Zähne und Schuppen können hierbei die mannichfaltigsten Umbildungen erleiden. Es sind in der Beziehung den Gaumenknochen des Hechts, deren Zähne durch Ligamente und daher beweglich mit der Knochenoberfläche verbunden sind, die Panzerplatten von Loricaria mit ihren beweglichen zahnähnlichen Spitzen zu vergleichen. Den Kiefer-

knochen der Säugethiere mit ihren vom Knochen völlig abgelösten Zähnen entsprechen die Deckplatten des Schädels von Brama, Sciaena, Chaetodon etc., welche noch von einer dicken, schuppentragenden Haut überzogen sind.

Wie endlich in der Mundhöhle der Zahnbesatz, so kann im äusseren Integument der Schuppenbesatz der Deckknochen sich ganz rückbilden. Dies ist bei den höheren Thieren für alle Knochen, die Ober- und Unterkiefer ausgenommen, der Fall.

Der hier angestellte Vergleich wird bei eingehenderen anatomischen und auch besonders entwicklungsgeschichtlichen Studien voraussichtlich noch weiter in Einzelheiten sich durchführen lassen.

Die grosse Uebereinstimmung, welche die Verschmelzungsproducte von Zahn und Schuppe im Wirbelthierstamm aufweisen und welche aus den wenigen hier angeführten Beispielen deutlich genug hervortritt, wird uns nicht in Erstaunen setzen, wenn wir bedenken, dass Zähne und Placoidschuppen morphologisch gleichwerthige homologe Bildungen sind, ein Satz, den frühere Forscher und namentlich Gegenbaur[1]) aufgestellt und welchen ich in einer ausgedehnteren Untersuchung nach verschiedenen Richtungen zu begründen versucht habe[2]).

Unter Zuhülfenahme dieses Satzes und unter Zusammenfassung aller angeführten Momente gelangen wir zu einer einheitlichen Auffassung betreffs der Genese der Deckknochen des Schädels, derjenigen der Mundhöhle und des Integuments. Alle Deckknochen des Schädels sind gemeinsamer Abstammung und finden ihre Uranlage in gleichartigen Theilen eines Hautpanzers, welcher einst bei den Vorfahren der Fische, Dipneusten, Amphibien und aller Amnioten bestanden hat und welcher nicht nur die Körperoberfläche, sondern auch die Mundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus bedeckt hat. Von dieser Stammgruppe, welche allen Wirbelthieren mit knöchernem Cranium gemeinsam ist, sind die Selachier in ihrem Schuppenpanzer nur wenig abgewichen und zeigen uns dieselben daher in ihren Placoidschuppen am meisten noch

1) Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier, als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig. Engelmann 1872. S. 11.

2) Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 1874 Bd. VIII.

ein Abbild derjenigen Hautverknöcherungen, durch deren Concrescenz die Deckknochen des knöchernen Schädels entstanden sind [1]).

III. In welchem Verhältniss stehen die perichondrostotischen oder Deckknochen zu den enchondrostotischen Knochen?

Schon in der allgemeinen Charakteristik des Amphibienschädels habe ich hervorgehoben, wie sich bei oberflächlicher Betrachtung an demselben zwei Arten von Knochen unterscheiden lassen. Von diesen liegen die einen dem Primordialcranium oberflächlich auf, so dass sie ohne dasselbe zu beschädigen entfernt werden können, (Deckknochen, perichondrostotische, secundäre) die anderen dagegen sind integrirende Theile des Primordialknorpels nnd lassen sich von demselben nicht trennen (enchondrostotische, primäre Knochen). Zu letzteren gehören das Ethmoid, das Petrosum, Quadratum, Occipitale laterale und das Articulare der Amphibien.

Die Deckknochen haben wir aus Theilen eines Hautskeletes ableiten können. Es fragt sich nun, in welchem Verhältniss stehen zu diesem Entwicklungsmodus die enchondrostotischen Verknöcherungen, muss für dieselben eine verschiedene Genese angenommen werden.

Ehe ich diesen Punkt zu beantworten suche, gebe ich zuvor ein kurzes Resumé über die geschichtliche Entwicklung und den derzeitigen Stand der Frage über die Bedeutung einer Eintheilung der Kopfknochen in secundäre und primäre.

Für das Verständniss des knöchernen Schädels haben sich Dugès und Jacobson kein geringes Verdienst erworben, als sie zuerst die erwähnten beiden Kategorien von Knochen, der eine für

---

1) Wie zutreffend Gegenbaur (das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere S. 10—23) die Stellung der Selachier im System der Wirbelthiere charakterisirt hat, dafür liefert besonders ein eingehendes Studium der Integumentossificationen einen schlagenden Beweis. Die Bedenken, welche Heinecke (Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. v. Siebold und Kölliker. Band XXIII. S. 587.) gegen die Folgerungen Gegenbaur's über die Verwandtschaft von Zähnen und Cutisverknöcherungen anstellt, lassen sich in keiner Beziehung aufrecht erhalten und beruhen auf einer einseitigen Vergleichung und Beurtheilung.

den Schädel der Amphibien[1]), der andere für den Schädel der Säugethiere[2]) mit Bestimmtheit unterschieden. Die auf sie folgenden zahlreichen anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zeigten, wie an dem knöchernen Kopfskelet aller Wirbelthiere diese Unterscheidung sich durchführen liess, und brach sich so immer mehr die Ansicht Bahn, dass diese beiden Arten von Schädelknochen principiell von einander unterschieden seien, zumal als die histologische Untersuchung ergab, dass die perichondrostotischen Knochen aus einem bindegewebigen Blastem, die enchondrostotischen dagegen durch Verknöcherung einzelner Partieen des Primordialcranium in verschiedener Weise sich entwickeln. Wohl am klarsten und bestimmtesten hat Kölliker[3]) für eine scharfe Trennung der verschiedenen Kopfknochen sich ausgesprochen, indem er den Grundsatz aufstellte, dass alle Schädelknochen im ganzen Thierreich in zwei besondere und scharf getrennte Gruppen zerfallen, die genetisch sich von einander unterscheiden, sowie dass vom morphologischen Gesichtspunkte aus nur Deckknochen mit Deckknochen und primordiale Knochen mit solchen in Vergleichung gezogen werden dürfen.

Eine unentschiedene Stellung in dieser Angelegenheit hat Huxley[4]) eingenommen, indem er es noch nicht für ganz sicher gestellt hält, dass zwischen primären und secundären Knochen ein scharfer Unterschied bestände. In seinen Elementen der vergleichenden Anatomie wirft er die Frage auf: Besteht eine klare Trennungslinie zwischen peri- und enchondrostotischen Knochen? Entstehen bestimmte Knochen primär immer aus Knorpel und andere ebenso bestimmt aus bindegewebiger Grundlage? Und weiter, wenn ein Deckknochen an der Stelle gefunden wird, welche gewöhnlich ein Knorpelknochen einnimmt, muss man ihn als analog und nicht als homolog dem letzteren betrachten? Mit anderen Worten, ist die histologische Entwicklung ein ebenso sicherer Zeuge für Homologie wie die morphologische Entwicklung?

Huxley giebt auf diese Fragen keine entschiedene Antwort,

1) Dugès, l. c.

2) Jacobson, Archiv für Anatomie und Physiologie v. J. Müller 1844. S. 36—38.

3) Kölliker, Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. Zoot. Anstalt zu Würzburg 1849.

4) Huxley, The elements of comparative anatomy S. 296.

doch ist er mehr geneigt, sie zu bejahen als zu verneinen. Es ist ihm sehr wahrscheinlich, dass durch die Wirbelthierclassen bestimmte Knochen genetisch immer enchondrostotische und andere ebenso bestimmt immer perichondrostotische sind.

Dagegen haben Gegenbaur[1]) und nach ihm Vrolik[2]) dieser Unterscheidung die principielle Bedeutung abzusprechen versucht.

In seiner Schrift über primäre und secundäre Knochenbildung sucht Gegenbaur den Nachweis zu liefern, »dass ursprünglich alle primären Knochen aus einer perichondralen Ossification auf dem Primordialcranium entstehen und insofern Belegknochen desselben seien«. Erst nachdem der Knorpel einen, wenn auch nur theilweisen, knöchernen Ueberzug erhielt, soll die Zerstörung des Knorpels und die Substitution durch Knochengewebe oder die sogenannte Verknöcherung des Knorpels beginnen und soll dieser Vorgang von der Bedingung abhängig sein, dass der bezügliche Knorpelabschnitt von einer Knochenlamelle umwachsen wird. Daher sollen jene Abschnitte des Cranium, welche Durchtrittsstellen für Nerven etc. besitzen, für jene Texturveränderung die günstigsten Verhältnisse darbieten. »Der erwähnte Vorgang, dass anfänglich nur aus Belegknochen bestehende Schädeltheile erst später den von ihnen umwachsenen Knorpel ossificiren lassen, verwischt nach Gegenbaur's Ansicht zugleich die bisher angenommene Verschiedenheit zwischen sogenannten primären (aus Knorpelossification entstehenden) und secundären (aus Bindegewebe gebildeten) Skelettheilen. Die Bezeichnungen (primärer und secundärer Knochen) sollen keine fundamentalen Verschiedenheiten, sondern nur bestimmte Zustände ausdrücken, die sich besser als Entwicklungssphasen betrachten lassen.«

Für diese Anschauung hat Vrolik durch Untersuchung ausgebildeter und junger Lachs- und Hechtschädel weiteres Beweismaterial herbeizubringen versucht und hat er gezeigt, wie das Primordialcranium bei jungen Thieren von der Oberfläche, vom Perichondrium, aus verknöchert.

Wenn die Ansicht von Gegenbaur und Vrolik richtig ist,

---

1) Gegenbaur, Ueber primäre und secundäre Knochenbildung etc. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Band III. Gegenbaur, Grundzüge der vergleich. Anatomie. 2. Aufl. S. 641.

2) Vrolik, Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Niederländisches Archiv für Zoologie v. Selenka. Bd. I. Heft 3.

wenn zwischen primären und secundären Knochen kein Unterschied besteht, indem erstere aus letzteren sich ableiten lassen, so liegt die Annahme nahe, dass beide auch eine gleiche Genese haben müssen, dass mithin auch die sogenannten primären Knochen einstmals aus Verschmelzung von Zähnchen oder Schuppen entstanden sind. Man müsste annehmen, dass die Knochen ihre ursprüngliche Beziehung zu Integument- und Schleimhautgebilden aufgegeben hätten und in die Tiefe gerückt wären, dass sie dann im Wachsthum Nerven und Blutgefässen folgend, einen Knorpelschwund bedingt hätten.

Gegen die Annahme eines derartigen Substitutionsprocesses des Knorpels durch Schleimhaut- und Integumentossificationen lassen sich eine Anzahl gewichtiger Gründe geltend machen.

1. Es ist kein einziger Fall bekannt, dass ein primärer Knochen Zähne oder Schuppen bei irgend einem Wirbelthiere trägt, während von allen Deckknochen eine enge Beziehung zu den angeführten Integumentgebilden in dieser oder jener Wirbelthierclasse sich nachweisen lässt.

2. Die Lage der primären Knochen ist eine derartige, dass für sie eine Genese aus Zähnen und Schuppen, wie für die secundären Knochen nicht angenommen werden kann. Denn fast alle sind von Deckknochen überlagert, so dass sie vollkommen erst nach Entfernung derselben zu Tage treten.

3. Das Gewebe, in welchem die primären und die secundären Knochen sich entwickeln, ist ein verschiedenes. Während letztere durch Verknöcherung der Schleimhaut oder des Integuments entstehen und durch eine Gewebsschicht vom Primordialcranium getrennt sind und von ihm daher leicht abgelöst werden können, entstehen die primären Knochen, wenigstens bei den Amphibien, unmittelbar auf dem Primordialcranium. Das Perichondrium desselben wird zu ihrem Periost. Da keine trennende Bindegewebsschicht zwischen der Ossification und dem Knorpel liegt, beide vielmehr continuirlich in einander übergehen, ist eine Trennung derselben auch nicht möglich.

Durch die Untersuchungen von Gegenbaur und Vrolik finde ich daher nur die eine Thatsache bewiesen, dass das Primordialcranium von der Oberfläche her, also zunächst perichondral verknöchert; einen Zusammenhang zwischen der perichondralen Ossification mit Integument- oder Schleimhautossificationen finde ich dagegen durch dieselben nicht dargethan. Vrolik hebt auch aus-

drücklich hervor, dass die Worte enchondrostotisch und perichondrostotisch nur das Massenverhältniss zwischen Knorpel und Knochen ausdrücken sollen.

Die hier angeführten Gründe bestimmen mich, an der von Kölliker durchgeführten scharfen Trennung zwischen Deckknochen und Knorpelossificationen, zwischen secundären und primären Knochen festzuhalten. Zwischen beiden giebt es kein Uebergang. Während die Deckknochen aus einer Verschmelzung von Zähnen und Schuppen abgeleitet werden können, ist dies für die primären Knochen nicht möglich. Dieselben sind vielmehr von vornherein ossificirte Abschnitte des Primordialcranium und stellen sich hinsichtlich ihrer Genese auf eine gleiche Stufe mit den Verknöcherungen der Wirbelsäule, indem sie wie jene im Anschluss an eine knorplige Grundlage entstehen. Auf die verschiedenen histologischen Eigenschaften denke ich in einer besonderen Arbeit über Knochenbildung später zurückzukommen.

IV. Theorie des Schädels der Wirbelthiere.

In den vorhergehenden Abschnitten haben wir die verschiedenen Gruppen von Kopfknochen betreffs ihrer Genese einer Beurtheilung unterzogen. Die Grundlage für dieselbe bildete die für das Mundhöhlenskelet der Amphibien im speciellen Theil der Untersuchung aufgefundene Genese. Von ihr ausgehend haben wir uns erstens über die Entstehung der Deckknochen der Mundhöhle aller Wirbelthiere, zweitens über die Entstehung der übrigen Deckknochen des Schädels eine Auffassung gebildet; in einem dritten Abschnitt endlich haben wir das Verhältniss der secundären zu den primären Knochen des Schädels geprüft und haben wir für letztere eine andere Art der Entstehung aufgefunden. Es tritt jetzt zum Schluss die Aufgabe an uns heran, die so erhaltenen Resultate zu einem Gesammtbild zu vereinigen, indem wir die Genese der einzelnen Knochen in ihrer Beziehung zur Genese des gesammten Kopfskelets einer Betrachtung unterwerfen. Hierbei muss ich nothwendiger Weise die Frage nach der Wirbelzusammensetzung des Schädels mit in den Kreis dieser Untersuchung hineinziehen.

Seitdem durch Goethe und Oken[1]) zum ersten Male der Satz aufgestellt worden war, dass der Schädel aus einer Anzahl knö-

1) Oken, Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807.

cherner Wirbel zusammengesetzt sei, ist diese Wirbeltheorie der Ausgangspunkt fast für eine jede Untersuchung geworden, welche sich mit dem Bau des Schädels eingehender beschäftigt hat. In wie hohem Grade diese Theorie seit vielen Decennien den Geist der Morphologen gefesselt und zu stets erneuten Untersuchungen angeregt hat, lehrt nicht allein eine zu grossem Umfang angewachsene Literatur, sondern besonders auch noch der Umstand, dass wohl jeder vergleichende Anatom seit Oken's Zeit an der Lösung des Problems mitgearbeitet hat.

Wenn ich in den vorhergehenden Blättern, in welchen die Genese des knöchernen Schädels eingehender behandelt wurde, mit keinem Wort die Frage nach der Bedeutung der Knochen für die Wirbelzusammensetzung desselben berührt habe, so liegt dies daran, dass in der letzten Zeit die Theorie in einer den früheren Ansichten ganz entgegengesetzten Richtung gelöst worden ist.

Je mehr man seit dem Erscheinen von Goethe's und Oken's epochemachenden Schriften mit der Beschaffenheit des Cranium niederer Wirbelthiere und mit der Ontogenese des Schädels bekannt wurde, um so grössere Schwierigkeiten stellten sich der alten Theorie entgegen. Anstatt dass niedere Entwicklungszustände dieselbe endgültig beweisen sollten, wurde im Gegentheil mehr und mehr dargethan, dass sie in ihrer alten Form nicht mehr aufrecht zu halten war.

Durch eine vergleichende Untersuchung hat zuerst Huxley[1]) die Unhaltbarkeit der Wirbeltheorie in jeder Beziehung klar bewiesen. In seinen Croanian Lectures kommt derselbe durch eine kritische Vergleichung der Schädel aller Wirbelthierclassen und durch entwicklungsgeschichtliche Thatsachen zu dem Endergebniss, dass man in keinem einzigen Schädelknochen eine Modification eines Wirbels erblicken dürfe, dass mithin das knöcherne Cranium keine Wirbelzusammensetzung erkennen liesse.

Während Huxley aber auf diesem negativen, die Wirbeltheorie ablehnenden Standpunkt stehen bleibt, hat Gegenbaur[2]) die von Goethe und Oken in richtiger Weise gestellte, aber aus Unkenntniss der Thatsachen falsch beantwortete Frage: ist der Schädel nur

1) Huxley, Elements of comparative anatomy. S. 278—303.

2) Gegenbaur, Das Kopfskelet der Selachier: ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig 1872.

ein modificirter Theil des Axenskelets, wieder aufgegriffen und dieselbe, wie mir scheint, endgültig gelöst in seiner bahnbrechenden Untersuchung: Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Gegenbaur bestreitet auf der einen Seite wie Huxley, dass die Schädelknochen von Wirbeln ableitbare Bildungen seien, auf der anderen Seite zeigt er, wie das Problem, die Vergleichung des Cranium mit der Wirbelsäule nur am Primordialcranium gelöst werden könne und wählt daher zum Untersuchungsobject den Schädel der Selachier, um auf breiter Grundlage die Frage zu erörtern: ist das Primordialcranium aus einer Anzahl den Wirbeln homodynamer Metameren zusammengesetzt. Durch einen Vergleich des Cranium mit der Wirbelsäule weist er nach, wie zwischen beiden eine Reihe von wichtigen Uebereinstimmungen besteht. Solche findet er in dem Umstand,

1) dass die der Wirbelsäule zu Grunde liegende Chorda dorsalis einen Abschnitt des Cranium in denselben Verhältnissen wie an der Wirbelsäule durchsetzt,

2) dass »sämmtliche an diessem Abschnitte austretenden Nerven sich mit Rückenmarksnerven homodynam verhalten«,

3) dass »die Bogen des Visceralskelets dem Cranium angehörige untere Bogenbildungen vorstellen und dass diese eine Homodynamie mit unteren Bogen erkennen lassen«;

4) dass auch an anderen Abschnitten der Wirbelsäule bei einzelnen Wirbelthieren in Anpassung an äussere Verhältnisse eine Concrescenz von Metameren eingetreten ist.

Die Verschiedenheiten, welche das Cranium von der Wirbelsäule besitzt, erklärt Gegenbaur aus Anpassungen, theils aus der Entfaltung des Gehirns, theils aus der Beziehung zu Sinnesorganen, welche in das Primordialcranium eingebettet werden.

Gegenbaur gelangt auf dem angedeuteten Wege zu dem Endergebniss, dass das Primordialcranium aus Concrescenz einer Summe von Wirbeln einstmals entstanden sei. Eine solche Entstehung nimmt er aber nur für den von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Cranium an, in welchem auch allein die austretenden Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmen. Er trennt daher diesen Theil des Cranium als vertebralen von dem vorderen oder evertebralen, der keine Beziehung zu Wirbeln erken-

nen lässt und deutet den letzteren als secundäre vom vertebralen Abschnitte aus entstandene Bildung.

Die Zahl der in das Cranium eingegangenen Wirbel bestimmt Gegenbaur in ihrem Minimum auf neun, indem er von der Anzahl der dem Primordialcranium angehörenden unteren Bogen ausgeht. Doch vermuthet er, dass die Anzahl der verschmolzenen Wirbel wohl noch eine grössere gewesen sein muss, weil auf eine Rückbildung von Visceralbogen, welche bei den Vorfahren der Selachier bereits stattgefunden hat, mehrfache Thatsachen hinweisen.

Die Bedeutung der Gegenbaur'schen Untersuchung für die Genese des knöchernen Schädels besteht nun darin, dass in derselben unzweifelhaft der Beweis geliefert ist, dass die Frage nach der Metamerenbildung des Schädels von der Frage nach der Verknöcherung desselben abgetrennt werden muss. Gegenbaur hat deutlich gezeigt, wie die das Kopfskelet bildenden Metameren des Axenskelets tief greifende Umänderungen erlitten und mit einander zu einer continuirlichen Masse verschmolzen sind, noch ehe die Knochenbildung am Schädel eingetreten ist. Hieraus folgt, dass kein einziger Schädelknochen einem Wirbel oder einem Theil eines solchen homodynam sein kann.

Durch Verknüpfung der Resultate der Gegenbaur'schen Untersuchung und der Ergebnisse dieser Arbeit, welche in mehrfacher Hinsicht an erstere sich anschliesst, glaube ich von der Genese des Schädels der Wirbelthiere folgende Theorie entwerfen zu können.

Der Schädel der Wirbelthiere ist aus dem vordersten Abschnitt des Axenskelets durch Concrescenz einer grösseren Anzahl von Metameren hervorgegangen, zu einer Zeit, als das Axenskelet noch keine Verknöcherungen aufwies. Die den einzelnen Metameren zugehörigen unteren Bogen bilden das Visceralskelet. Durch die stärkere Entwicklung des Gehirns, durch Beziehung zu Sinnesorganen und zum Eingang des Nahrungskanals hat der Kopftheil eine vom übrigen Axenskelet sehr abweichende Gestaltung erhalten. Einen derartigen frühen Entwicklungszustand des Schädels, wie er in der Ontogenese der höheren Wirbelthiere vorübergehend auftritt, zeigen uns die Selachier. Ihr Schädel ist eine zusammenhängende Knorpelkapsel mit Höhlungen zur Aufnahme der Sinnesorgane, ein Primordialcranium, dessen Zusammensetzung aus früher getrennten Metameren nur noch aus dem Verhalten der austretenden Nerven und der ihm zugehörigen Visceralbogen erschlossen werden kann.

Bei den Ganoiden, Teleostiern, Dipneusten, Amphibien und allen Amnioten ist das Primordialcranium durch Knochenbildung in sehr mannichfacher Weise umgestaltet worden.

Die Knochen des Schädels sind auf zwei verschiedenen Wegen entstanden.

Ein Theil derselben lässt sich von einem Hautskelet und zwar von Bildungen ableiten, welche bei den Vorfahren der genannten Wirbelthierclassen, als Schüppchen oder Zähnchen über die gesammte Körperoberfläche und über die gesammte Mundhöhle bis zum Anfang des Oesophagus einen zusammenhängenden Panzer bildeten. Ein derartig wenig verändertes ursprüngliches Hautskelet besitzen noch jetzt die Selachier und finden wir daher schon in dieser Classe Anknüpfungspunkte an das knöcherne Kopfskelet der höher stehenden Vertebraten. Durch Verschmelzung von Zähnen sind zunächst in der Mundschleimhaut Zahnplatten, durch Verschmelzung von Schuppen in dem das Primordialcranium überziehenden Integument Schuppenplatten hervorgegangen. Durch mannichfache Umwandlungsprocesse, namentlich durch Rückbildung des Dentin und Schmelztheils der Hautossificationen und durch Weiterbildung des Cementtheils derselben sind allmählich die Zahn- und Schuppenplatten in Knochenplatten umgeändert worden. Indem dieselben weiterhin eine tiefere Lage eingenommen haben, sind sie zum Primordialcranium in immer nähere Beziehung getreten und sind allmählich Theile des äussern zu Theilen des inneren Skelets geworden. Die so entstandenen Knochen unterscheidet man als secundäre oder als Belegknochen des Primordialcranium (membrane bones).

Der übrige Theil der Schädelknochen, die sogenannten primären oder enchondrostotischen, (cartilage bones) sind ossificirte Abschnitte des Primordialcranium selbst. Ihre Genese hängt mit Verknöcherungsprocessen zusammen, welche das gesammte urprünglich knorplige Axenskelet betroffen und an demselben zur Entstehung der knöchernen Wirbel geführt haben.

Von dem Primordialcranium erhalten sich bei den Amnioten meist nur sehr geringe Reste, indem einestheils die enchondrostotischen Verknöcherungen an Ausdehnung zunehmen, anderntheils die Belegknochen Theile des Primordialcranium, welche sie bedecken, zum Schwund bringen und ersetzen.

Erklärung der für sämmtliche Tafeln gültigen Bezeichnungen.

A) Bezeichnungen am Primordialcranium.

Eth. = Ethmoidal-region.
Or. = Orbital-region und Orbita.
La. = Labyrinth-region.
Oc. = Occipital-region.
C. M. = Cartilago Meckelii.
C. p. = Cartilago palatina.
C. pt. = Cartilago pterygoidea.
C. qu. = Quadratknorpel.
C. n. = Cavum narium.
S. B. = Seitlicher Schädelbalken Rathke's.
Ch. = Chorda.
Ch. E. = Chordaepithel.
Ch. S. = Chordascheide.
K. = Knorpel.
* = Articulationsfläche für den Unterkiefer.

B) Bezeichnungen der Knochen.

1. Der enchondrostotischen (primären) Knochen.

O. eth. = Os ethmoideum. Gürtelbein.
O. qu. = Os quadratum.
O. quj. = Os quadratojugale.
O. pe. = Os petrosum.
O. o. l. = Os occipitale laterale.
Co. = Columella.

2. Der perichondrostotischen (secundären) Knochen, der Deckknochen.

O. i. = Os intermaxillare.
O. m. = Os maxillare.
O. v. = Os vomeris.
O. p. = Os palatinum.
O. pt. = Os pterygoideum.
O. vp. = Os vomeropalatinum.
O. ptp. = Os pterygopalatinum.
O. ps. = Os parasphenoideum.
O. d. = Os dentale.
O. a. = Os angulare.
O. o. = Os operculare.
O. ar. = Os articulare.

C. Fortsätze an Knochen.

P. d. = Processus dentalis.
F. = Processus dentalis.
P. n. = Processus nasalis.
P. p. = Processus palatinus.
P. m. = Processus maxillaris.

D. Bezeichnungen an den Zähnen.

D. = Dentin. Zahnbein.
S. = Schmelz.
C. = Cement.
So. = Zahnsockel.
P. = Pulpa.
O. = Schmelzoberhäutchen.
H. = Epithelscheide um die Zähne.
R. = Reservezahn.

E. Bezeichnungen an der Zahnanlage.

D. K. = Dentinkeim.
M. S. = Schmelzmembran.
B. = Basalmembran.
E. = Ersatzleiste.
R. = Reservezahn.

F. Weitere Bezeichnungen. (Alphabetisch geordnet.)

F. = Zahnfortsatz. Processus dentalis der Knochen.
H. = Epithelscheide um die Zähne.
K. = Knorpel des Primordialcranium.
N. = Nerv.
a. = Blutgefäss.
b. = Nahtlinie.
c. = Schleimzellen.
d. = Hautdrüsen.
e. = Ostoklasten.
f. = foveolae Howshipianae.
g. = Verbindungsstrang zwischen Epithelscheide der Zähne und Epidermis resp. Ersatzleiste.
h. = Unverkalkte Stellen zwischen Zahnsockel und Zahnkrone.
i. = Ringförmige Einschnürung zwischen Zahnsockel und Zahnkrone an getrockneten Zähnen.
k. = Kugelförmige Vorsprünge an der Innenfläche des Dentins und an der ringförmigen Einschnürung zwischen Krone und Sockel.
m. = Oeffnung im Zahnsockel.
n. = Interglobularräume im Dentin.
o. = Zweiter Zahnfortsatz, an welchen die Ersatzzähne sich befestigen.
p. = Längsriefung an der Zahnoberfläche.
r. = Knochenkörperchen im Cement.
s. = Kreise durchschnittener Bindegewebsfasern.
t. = Löcher in der Basalplatte der Zähne.
u. = An den Knochenrand neu zugefügter Zahn mit Basalplatte.
v. = Vollständig ausgebildeter, mit dem Knochenrand noch nicht verwachsener Zahn mit Basalplatte.
w. = Unterer noch nicht verkalkter Theil des Zahnes.
x. = Zahn, dessen Spitze gebildet ist.
y. = Dotterplättchen.
z. = Knorplige Schädelbasis.
α. = Durch Resorption abgelöste Zahnspitzchen.
β. = Odontoblast.
γ. = Innere Nasenöffnung.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Fig. 1. Eine Schuppe vom Oberkiefer von Lepidosteus osseus, von der Mundhöhlenseite aus gesehen. Einige Male vergr. (Nach Agassiz.)

Fig. 2. Vier Schuppen, wie sie in grösserer Anzahl den Oberkiefer von Lepidosteus osseus zusammensetzen, in ihrer Verbindung, von oben gesehen.

Fig. 3. Mundhöhlenskelet eines jungen Landsalamanders von 6,2 Cm. Länge, nach Aufhellung durch Natronlauge gezeichnet. 4fach vergr.

Fig. 4. Mundhöhlenskelet eines jungen Triton igneus von 4 Cm. Länge, nach Aufhellung durch Natronlauge gezeichnet. 4fach vergr.

Fig. 5. Mundhöhlenskelet eines Triton cristatus. 3fach vergr.

Fig. 6a. Mundhöhlenskelet von Siren lacertina nach Cuvier.

Fig. 6b. Vomer und Palatinum von Siren lacertina isolirt, nach Cuvier.

Fig. 7. Unterkiefer von Siredon pisciformis, von aussen gesehen. 2mal vergr.

Fig. 8. Unterkiefer von Siredon pisciformis, von innen gesehen. 2mal vergr.

Fig. 9. Unterkiefer vom Frosch, von aussen gesehen. 2mal vergr.

Fig. 10. Dentale und Meckelscher Knorpel vom Frosch. 2mal vergr.

Fig. 11. Dentale vom Frosch. 2mal vergr.

Fig. 12. Angulare vom Frosch. 2mal vergr.

Fig. 13 und 14. Durchschnitt durch den Primordialknorpel an der Schädelbasis einer vierbeinigen Larve mit Schwanzstummel von Pelobates fuscus. 500mal vergr.

Fig. 15. Durchschnitt eines Unterkieferzahns von Mustelus laevis. Einige Male vergr.

Fig. 16. Ansicht des Primordialcranium von Siredon pisciformis von unten nach Entfernung der Belegknochen. Nach Friedreich und Gegenbaur.

Fig. 17. Isolirte Unterkiefertheile von Salamandra maculata. 2mal vergr.

Fig. 18. Unterkiefer einer vierbeinigen geschwänzten Larve von Pelobates fuscus. 3mal vergr.

Fig. 19. Zerlegter Unterkiefer von Triton cristatus. 2mal vergr.

Fig. 20. Skelet der Mundhöhle vom Frosch. Auf der linken Seite sind die Belegknochen entfernt. (Nach Parker.)

Fig. 21. Vomer vom Frosch. 2mal vergr.

Fig. 22. Vomeropalatinum von Triton cristatus. 2mal vergr.

Fig. 23. Vomer von Salamandra maculata. 2mal vergr.
Fig. 24. Palatinum von Salamandra maculata. 2mal vergr.
Fig. 25. Skelet der Mundhöhle von Siredon pisciformis nach Friedreich und Gegenbaur.
Fig. 26. Pterygoid vom Frosch. 2mal vergr.
Fig. 27. Pterygoid von Triton cristatus. 2mal vergr.
Fig. 28. Palatinum vom Frosch. 2mal vergr.
Fig. 29. Parasphenoid von Triton cristatus. 2mal vergr.
Fig. 30. Gaumenzahnreihe mit ihren Ersatzzähnen von einem jungen 4,4 Cm. langen Triton igneus nach Aufhellung durch Natronlauge. 110mal vergr.
Fig. 31. Decke der Mundhöhle einer frisch ausgeschlüpften Axolotllarve nach Aufhellung durch Natronlauge. 4mal vergr.
Fig. 32. Unterkiefer derselben. Einige Male vergr.
Fig. 33. Skelet der Mundhöhle einer 3,5 Cm. langen Larve von Triton taeniatus nach Aufhellung durch Natronlauge. 4mal vergr.
Fig. 34. Skelet der Mundhöhle von Menobranchus lateralis nach Hoffmann.
Fig. 35. Skelet der Mundhöhle von Plethodon glutinosus nach Owen.
Fig. 36. Skelet der Mundhöhle von Salamandra maculata. 2mal vergr.
Fig. 37. Intermaxillare von Salamandra maculata. 2mal vergr.
Fig. 38. Maxillare von Triton cristatus. 3mal vergr.
Fig. 39. Maxillare vom Frosch. 2mal vergr.
Fig. 40. Intermaxillare von Triton cristatus von aussen gesehen. 3mal vergr.
Fig. 41. Intermaxillare von Triton cristatus, von der Mundhöhle aus gesehen. 3mal vergr.
Fig. 42. Intermaxillare vom Frosch. 2mal vergr.
Fig. 43. Frontalschnitt durch den Schädel vom Frosch. Der Schnitt ist durch die innere Nasenöffnung gelegt. 2mal vergr.
Fig. 44. Frontalschnitt durch den Schädel vom Frosch dicht hinter der inneren Nasenöffnung. 2mal vergr.

Tafel II.

Fig. 1. Senkrechter Durchschnitt durch den Vomer des Frosches. 22mal vergr.
Fig. 2. Senkrechter Durchschnitt durch das Palatinum von Triton. 45mal vergr.
Fig. 3. Horizontalschnitt durch die Kieferzahnreihe vom Frosch, nahe der Spitze der Zähne. 45mal vergr.
Fig. 4. Senkrechter Durchschnitt durch das Intermaxillare vom Frosch. 22mal vergr.
Fig. 5 und 6. Senkrechter Durchschnitt durch den Vomer vom Frosch. 22mal vergr.
Fig. 7. Fast völlig entwickelter Ersatzzahn vom Frosch. Der mit blauer Farbe grundirte Zahnsockel ist noch nicht verkalkt. 110mal vergr.

Fig. 8. In der Entwicklung begriffener Ersatzzahn vom Frosch. 110mal vergr.

Fig. 9. Knochenkörperchenartige Räume im Zahnbein vom Frosch (Interglobularräume). 500mal vergr.

Fig. 10. Zahnbein- und Schmelzröhrchen vom Frosch. 500mal vergr.

Fig. 11. Senkrechter Durchschnitt durch das Maxillare vom Frosch. 20mal vergr.

Fig. 12. Senkrechter Durchschnitt durch das Palatinum von Siredon pisciformis. 44mal vergr.

Fig. 13. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer von Siredon pisciformis. 44mal vergr.

Fig. 14. Horizontaler Durchschnitt durch die Kieferzahnreihe vom Frosch. Derselbe ist durch die Zahnsockel gelegt. 44mal vergr.

Fig. 15. Ein Stück des Maxillare mit Zähnen von Innen gesehen. 20mal vergr.

Fig. 16. Dasselbe von Aussen gesehen. 44mal vergr.

Fig. 17. Frontaler Durchschnitt durch die Kieferzahnreihe des Frosches. 44mal vergr.

Fig. 18. Horizontaler Durchschnitt durch die Unterkieferzahnreihe von Salamandra mac. Der Schnitt ist durch die Zahnsockel gelegt. 44mal vergr.

Tafel III.

Fig. 1. Zahn von Salamandra maculata. 140mal vergr.

Fig. 2. Zahn von Siredon pisciformis. 45mal vergr.

Fig. 3. Zahn vom Frosch. 45mal vergr.

Fig. 4. Senkrechter Durchschnitt durch einen Oberkieferzahn vom Frosch. 70mal vergr.

Fig. 5. Zahnanlage von Triton cristatus. 140mal vergr.

Fig. 6. Senkrechter Durchschnitt durch den Oberkiefer von Siredon pisciformis. 45mal vergr.

Fig. 7. Ostoklast aus dem Zahn von Siredon pisciformis. 500mal vergr.

Fig. 8. Ein Stück des Operculare von Siredon pisciformis. Einige Male vergr.

Fig. 9. Senkrechter Durchschnitt durch den Unterkiefer von Salamandra maculata. 140mal vergr.

Fig. 10. Ostoklasten von Siredon pisciformis. 500mal vergr.

Fig. 11. Epithelschicht an der Innenseite des Cements von Salamandra maculata. 500mal vergr.

Fig. 12. Höhlen der Knochenkörperchen aus dem Cement des Froschzahns. 380mal vergr.

Fig. 13. Durchschnitt durch die Seitenwand eines Zahnes von Salamandra maculata in ihrer Verbindung mit dem Kieferknochen. 140mal vergr.

Fig. 14. Stück eines Durchschnittes vom Unterkiefer von Salamandra maculata. 500mal vergr.

Fig. 15. Ostoklast von dem Oberkiefer des Frosches. 380mal vergr.

Fig. 16. Zahnanlage von Salamandra maculata. 500mal vergr.

Fig. 17. Senkrechter Durchschnitt durch das Intermaxillare vom Frosch. 110mal vergr.

Fig. 18. Schmelzschichte auf dem Zahn vom Frosch. 500mal vergr.

Tafel IV.

Fig. 1. Vomer von einer 2,5 Cm. langen Axolotllarve. 45mal vergr.

Fig. 2. Palatinum vom Pterygoid abgelöst von derselben Larve. 45mal vergr.

Fig. 3. Operculare von einer 1,4 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 4. Operculare von einer 1,6 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 5. Operculare von einer 0,9 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 6. Palatinum von derselben. 110mal vergr.

Fig. 7. Erste Anlage des Vomer von derselben von der rechten Seite. 110mal vergr.

Fig. 8. Erste Anlage des Vomer von derselben von der linken Seite. 110mal vergr.

Fig. 9. Gaumenzahn einer 1 Cm. langen Axolotllarve im Durchschnitt. 380mal vergr.

Fig. 10. Dentale von der Mundhöhle aus gesehen von einer 1,3 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 11. Maxillare von einer 2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 12. Intermaxillare von einer 1,3 Cm. langen Axolotllarve von der Mundhöhle aus gesehen. 110mal vergr.

Fig. 13. Vomer von derselben. 110mal vergr.

Fig. 14. Intermaxillare von derselben isolirt. 110mal vergr.

Fig. 15. Palatinum mit einem Theil des Pterygoids von derselben. 110mal vergr.

Fig. 16. Intermaxillare von einer 1,2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 17. Vomer von derselben. 110mal vergr.

Fig. 18. Operculare von einer 0,9 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 19. Vomer, Palatinum mit Pterygoid von derselben. 110mal vergr.

Fig. 20. Dentale von derselben. 110mal vergr.

Fig. 21. Frontalschnitt durch den Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 22. Sagittalschnitt durch den Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 23. Schnitt durch das Operculare einer 1 Cm. langen Axolotllarve. 380mal vergr.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch die Chorda in der Schädelbasis von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 25. Frontalschnitt durch eine Zahnanlage am Gaumen einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 26. Sagittalschnitt durch den Gaumen einer 1 Cm. langen Axolotllarve. 200mal vergr.

Fig. 27. Sagittalschnitt durch die Ersatzleiste der Gaumenzähne einer 2,2 Cm. langen Tritonlarve. 200mal vergr.

Fig. 28. Frontalschnitt durch die Schädelbasis hinter den Augen von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 110mal vergr.

Fig. 29. Unterkiefer einer Tritonlarve. Mehrfach vergr.

Fig. 30. Schnitt durch eine Zahnanlage des Operculare einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 31. Stück vom Dentale einer 2 Cm. langen Axolotllarve. 110mal vergr.

Fig. 32. Aeusserer und hinterer Rand des Vomer von derselben. 110mal vergr.

Fig. 33. Aeusserer Rand des Palatinum von derselben. 110mal vergr.

Fig. 34. Frontalschnitt durch eine Zahnanlage des Palatinum von einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 380mal vergr.

Fig. 35. Frontalschnitt durch den Schädel einer 0,8 Cm. langen Tritonlarve. 22mal vergr.

Fig. 36. Decke der Mundhöhle einer 2,5 Cm. langen Axolotllarve in Natronlauge aufgehellt. Mehrere Male vergr.

Fig. 37. Decke der Mundhöhle einer 1,8 Cm. langen Axolotllarve in Natronlauge aufgehellt. 10mal vergr.

Tafel V.

Fig. 1. Durchschnitt durch den Unterkiefer einer 3,6 Cm. langen Tritonlarve. 70mal vergr.

Fig. 2. Durchschnitt durch den Vomer einer 5,5 Cm. langen Salamandra maculata. 70mal vergr.

Fig. 3. Zahnbein mit einem Ostoklasten von einer 5,5 Cm. langen Salamandra maculata. 380mal vergr.

Fig. 4. Schnitt durch die Ersatzleiste des Vomer von einer Pelobateslarve mit 4 Beinen, deren Schwanz in Rückbildung begriffen ist. 380mal vergr.

Fig. 5. Schnitt durch den Zwischenkiefer einer Pelobateslarve mit rückgebildetem Schwanz. 45mal vergr.

Fig. 6. Schnitt durch den Oberkiefer einer Pelobateslarve mit Schwanzstummel. 45mal vergr.

Fig. 7. Durchschnitt durch einen Belegknochen (Frontale) von Siredon pisciformis. 380mal vergr.

Fig. 8. Durchschnitt durch den Vomer einer Pelobateslarve mit Schwanzstummel. 45mal vergr.

Fig. 9. Epidermis einer Tritonlarve von 0,8 Cm. Länge. 380mal vergr.

Druck von Carl Georgi in Bonn.

